Schweizerisches Tropeninstitut, Basel

Zur Geschlechtsbiologie der Termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

MICHAEL WALL
aus Basel

1970

Basel 1971

Verlag für Recht und Gesellschaft A.G., Basel

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. R. Geigy and Dr. E. Ernst.

Basel, den 3. März 1970.

Prof. Dr. S. Fallab
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatdruck aus Acta Tropica Bd. XXVIII, Heft 1, 1971

Inhalt

I. Einleitung 17
II. Material 18
III. Histologische Technik 19
IV. Die Bestimmung der Larven- und Nymphenstadien 19
V. Kurze Beschreibung der funktionellen Geschlechtsorgane von *K. flavicollis* 20
VI. Resultate 22
1. Teil: Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zur Nymphe . . . 22
A. Embryonalentwicklung der Geschlechtsorgane 22
B. Die Geschlechtsorgane der Larven 26
1. Die Gonaden 26
2. Die Ausfuhrgänge 30
3. Die weiblichen Anhangsorgane 33
C. Die Geschlechtsorgane von Nymphen und von Pseudergaten aus natürlichen Kolonien 34
1. Nymphen des zweiten Stadiums 34
2. Nymphen mit kurzen Flügelanlagen und Pseudergaten . . 37
2. Teil: Die primären Geschlechtstiere 37
A. Die geflügelten Geschlechtstiere 37
1. Allgemeine Bemerkungen 37
2. Die Geschlechtsorgane 38
B. Die geschlechtliche Tätigkeit 42
1. Allgemeine Bemerkungen 42
2. Die Geschlechtsorgane 43
C. Zur Geschlechterfindung nach dem Schwarmflug 47
1. Die Tergaldrüse 47
2. Versuche zur Geschlechterfindung 50
VII. Diskussion 53
Literatur 56
Résumé 58
Summary 59

I. Einleitung

Die vorliegenden Untersuchungen an *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) erstrecken sich auf Entwicklung und Bau der Genitalorgane, auf einige Aspekte des geschlechtlichen Verhaltens sowie auf die Rolle von Hautdrüsen bei der geschlechtlichen Anziehung. Überblicke über den heutigen Wissensstand in der Fortpflanzungsbiologie der Termiten bieten die Arbeiten von WEESNER (1969), STUART (1969) und NUTTING (1969).

Die Embryonalentwicklung des Geschlechtsapparates ist bei den Termiten noch praktisch unbekannt. Nur in Untersuchungen von STRINDBERG (1913) an *Eutermes rippertii* (?) (heute *Nasutitermes*) und von TÓTH (1943) an *Kalotermes flavicollis* finden sich hierzu einige Hinweise. Die Geschlechtsorgane der Larven und der sterilen Kasten wurden intensiver bearbeitet, vor allem von IMMS (1919), THOMPSON (1922), BATHELLIER (1927), SPRINGHETTI & ODDONE (1963a, 1963b, 16964), SPRINGHETTI (1966) und LEBRUN (1967). Eine besonders eingehende Untersuchung an mehreren Termitidenarten wurde von NOIROT (1955) durchgeführt. Auch über den Fortpflanzungsapparat der Geschlechtstiere werden in den genannten Studien zum Teil Angaben gemacht. Am genauesten sind diesbezüglich wiederum die Termitiden untersucht worden (AHRENS 1935a, WEESNER 1955).

In den zitierten Arbeiten wurden nur gewisse Teile oder Entwicklungsstufen des Geschlechtssystems untersucht. Zum Teil wurden nur Sektionsbefunde angeführt. Es schien deshalb notwendig, bei einer Termite die Differenzierung des Fortpflanzungsapparates vom Embryo bis zum älteren Geschlechtstier zu verfolgen. Bei den postembryonalen Stadien wurde das Hauptgewicht auf den histologischen Aspekt gelegt.

Auf die Geschlechtsorgane der Soldaten und Ersatzgeschlechtstiere wurde in der vorliegenden Arbeit nicht eingegangen. Ihr Bau ist in groben Zügen durch die angeführten Publikationen bekannt. Zur Erzielung neuer Resultate wären umfangreiche statistische Erhebungen im Rahmen allgemeiner Untersuchungen über Kastendifferenzierung und Endokrinologie notwendig, was den Rahmen dieser Dissertation sprengen würde.

Beim Studium des geschlechtlichen Verhaltens wurde das Augenmerk hauptsächlich auf das Problem der Paarbildung nach dem Schwarmflug gerichtet. In diesem Zusammenhang wurden auch abdominale Hautdrüsen, welche bei der geschlechtlichen Anziehung eine Rolle zu spielen scheinen (GEIGY & WALL 1968, NOIROT 1969, WALL 1969), untersucht. Über die Geschlechterfindung bei den Termiten liegen schon zahlreiche Beobachtungen vor. Es sind jedoch nur wenige experimentelle Arbeiten veröffentlicht worden (BARTH 1955, WALL 1969).

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, für seine Unterstützung, sein stetes Interesse an dieser Dissertation sowie für den Arbeitsplatz am Schweizerischen Tropeninstitut herzlich danken. Herrn Dr. E. Ernst spreche ich für seine wertvollen Ratschläge und vielfache Hilfe meinen Dank aus. Herrn Dr. H. Hecker danke ich für das Überlassen von elektronenoptischen Aufnahmen.

II. Material

Die Gelbhalstermite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Fam. Kalotermitidae) lebt im europäischen Mittelmeergebiet. Sie bildet in totem Holz Kolonien von meist weniger als tausend Individuen. Termiten dieser Art wurden im Spätsommer und Herbst der Jahre 1966 bis 1969 in der Umgebung von Torroella (Spanien) und Banyuls-sur-Mer (Frankreich) gesammelt. Manche wurden an Ort und Stelle fixiert, andere lebend nach Basel transportiert und dort im Schweizerischen Tropeninstitut gehalten. Es stand ein klimatisierter Zuchtraum mit einer Temperatur von 25° C und einer Luftfeuchtigkeit um 90% zur Verfügung. Zur vorliegenden Arbeit wurden rund 200 Tiere verschiedener Kasten- und Geschlechtszugehörigkeit histologisch verarbeitet.

Larven und Soldaten wurden in Petri-Schalen mit Holz und feuchter Watte gegeben. Junge Geschlechtstiere wurden mit einer Pinzette entflügelt und paarweise in kleine Holznestchen gesetzt. Diese bestanden je aus einem zwei bis vier Millimeter dicken, in der Mitte ausgebohrten Holzplättchen von der Form eines

Objektträgers, welches beidseitig mit je einem Objektträger bedeckt wurde. Holz und Glas wurden durch Selbstklebebänder zusammengehalten. Durch Einstellen in Wasser wurden die Nestchen periodisch befeuchtet. Eine ähnliche Zuchtmethode war im Schweizerischen Tropeninstitut schon früher mit Erfolg angewendet worden (STRIEBEL 1960). Die Sterblichkeit der so gehaltenen Geschlechtstiere schwankte. Meist gelangten über 50% zur Eiablage. Bei etwa einem Drittel der angesetzten Pärchen konnte die Entwicklung der jungen Kolonie über längere Zeit verfolgt werden. Vermutlich wegen des beschränkten Raumes blieb deren Größe gering. Sie überschritt selten 15 Individuen. Vorheriges Sterilisieren der Holzplättchen im Autoklav schien die Überlebensrate der Geschlechtstiere zu erhöhen. Sonst wurde das Holz nicht vorbehandelt.

III. Histologische Technik

Für die Herstellung mikroskopischer Präparate wurden die Tiere in alkoholischer Bouin/Dubosq-Lösung fixiert und über Äthanol und Butanol in Paraffin oder Paraplast (Sheerwood Medical Industries Inc., Smp. 56–57° C) übergeführt. Am Schlittenmikrotom wurden 3–10 μ dicke Schnitte verfertigt. Paraplast wies gegenüber dem Paraffin den Vorteil auf, daß es vor der Verwendung nicht gereinigt werden mußte und beim Schneiden immer gut zusammenhaltende Bänder ergab. Die Qualität der Schnitte war bei beiden Einbettungsmethoden gleich. Für die Kernfärbung wurde Hämatoxylin nach Delafield, Weigert oder Heidenhain verwendet, für die Gegenfärbung Eosin oder Lichtgrün. Cuticuläre Strukturen wurden mit der Azanfärbung dargestellt.

IV. Die Bestimmung der Larven- und Nymphenstadien

Über die Kastenbildung bei *K. flavicollis* besitzen wir vor allem dank den Arbeiten von LUESCHER (1952) und GRASSÉ & NOIROT (1958) gute Kenntnisse. Die Larve entwickelt sich über fünf Jugendstadien zum Pseudergaten, der älteren Larve. Dabei macht sie von Wachstum begleitete (progressive) Häutungen durch. Von einer gewissen Koloniegröße an (etwa 100 Individuen) können sich die Pseudergaten über ein Nymphenstadium mit kurzen Flügelanlagen (erstes Nymphenstadium) und ein darauf folgendes mit längeren Flügelanlagen (zweites Nymphenstadium) zum primären Geschlechtstier ausdifferenzieren. Aus den Larven können vom fünften Stadium an Soldaten entstehen, wobei ein Vorsoldatenstadium dazwischengeschaltet wird. Wenn das Geschlechtstierpaar der Kolonie ausfällt, können sich die Larven vom vierten (GRASSÉ & NOIROT 1946) respektive sechsten Stadium an (LUESCHER 1952) zu Ersatzgeschlechtstieren (sekundären Geschlechtstieren) entwickeln. Eigentliche Arbeiter treten bei *K. flavicollis* nicht auf. Ihre Funktion wird durch Larven und Nymphen erfüllt. Pseudergaten und Nymphen können sich häuten, ohne sich dabei morphologisch zu verändern (stationäre Häutungen). Des weitern besteht bei Nymphen die Möglichkeit, sich zu Formen mit kürzeren Flügelanlagen oder, durch völlige Reduktion der Flügelanlagen, zu Pseudergaten zurückzuentwickeln (regressive Häutungen).

Die Kastenbildung ist jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen (LUESCHER 1963). Pseudergaten und Nymphen machen im allgemeinen zwei Häutungen im Jahr durch; eine progressive im Frühjahr, eine regressive im Spätsommer oder Herbst. Die im Frühjahr entstandenen Nymphen des zweiten Stadiums häuten sich erst im Herbst des folgenden Jahres zum primären Geschlechtstier.

Infolge des flexibeln Modus der Kastenbildung bei *K. flavicollis* war es nicht immer möglich, den gesammelten Larven und Nymphen das entsprechende Stadium zuzuordnen. Die ersten drei Larvenstadien und mit geringerer Sicherheit auch das vierte konnten anhand der Kopfbreite ermittelt werden. Die Meßwerte ergaben im Häufigkeitsdiagramm aufgetragen Peaks, welche gut mit den von LUESCHER (1952) angegebenen Werten übereinstimmten. Das zweite Nymphenstadium war durch lange Flügelanlagen kenntlich. Eine bevorstehende Häutung zum Geschlechtstier wurde durch weißliche Körperfarbe und durch abgespreizte Flügelanlagen angezeigt.

Bei älteren Larven und bei Nymphen mit kurzen Flügelanlagen waren die Verhältnisse schwieriger. Insbesondere konnte nicht festgestellt werden, ob sie sich durch regressive Häutungen weiter entwickelt hatten. Es wurde deshalb bei der Untersuchung der Geschlechtsorgane unterschieden zwischen Pseudergaten aus natürlichen Kolonien und solchen, welche den kleinen Laborkolonien entnommen worden waren. In diesen traten nie Nymphen auf, was durch die geringe Individuenzahl der Kolonien zu erklären ist. Vorhergegangene regressive Häutungen konnten für die betreffenden Pseudergaten somit ausgeschlossen werden.

V. Kurze Beschreibung der funktionellen Geschlechtsorgane von K. flavicollis

Die nachfolgenden Angaben sind verschiedenen Arbeiten entnommen und durch eigene Beobachtungen ergänzt worden. Bei der Beschreibung der einzelnen Komponenten des Fortpflanzungsapparates sollen die dem Gonoporus am nächsten liegenden Teile als proximal resp. basal, die weiter entfernten als distal resp. apikal bezeichnet werden.

Weibchen

Die Geschlechtsorgane der weiblichen Geschlechtstiere setzen sich aus den Ovarien mit ihren Ausfuhrgängen, der Spermathek und den Anhangsdrüsen zusammen (Abb. 1). Diese Organe münden getrennt in die Geschlechtshöhle. Deren Boden wird durch den vergrößerten siebenten Abdominalsterniten gebildet. Das Dach besteht aus dem achten, neunten und dem rostralen Teil des zehnten Abdominalsterniten. Die Geschlechtsöffnung liegt in der Intersegmentalmembran zwischen siebentem und achtem Sterniten. Von ihr aus zieht ein kurzer Oviductus communis rostralwärts, der noch über dem siebenten Sterniten in die paarigen Ovidukte übergeht, welche beidseits der Rektalblase, eines sackartig erweiterten Teils des Hinterdarms, verlaufen. Die Gonaden bestehen aus je sieben panoistischen Ovariolen und liegen ebenfalls der Rektalblase an. Die Rektalblase ist in Abbildung 1 nicht dargestellt. Die Endfäden der beiden Ovarien vereinigen sich dicht unter dem Pericardialseptum im Bereich des zweiten oder dritten Abdominaltergiten. Ihr gemeinsames Endstück läßt sich bis in den Mesothorax verfolgen. Der Stiel der Spermathek verläuft von seiner zwischen achtem und neuntem Sterniten gelegenen Austrittsöffnung nach vorn und mündet noch über dem achten Sterniten in die U-förmig gekrümmte Samenkapsel. Die Anhangsdrüse besteht aus zwei hintereinander liegenden Kanälen, in deren distalen Enden verzweigte Tubuli eingehen. Der gemeinsame Ausfuhrgang der beiden Drüsenteile öffnet sich zwischen neuntem und zehntem Sterniten in die Geschlechtshöhle. Die Rolle der Anhangsdrüse ist unbekannt.

Männchen

Zum männlichen Geschlechtsapparat zählen Hoden, Vasa deferentia, Vesiculae seminales und Ductus ejaculatorius (Abb. 2). Die paarigen Hoden liegen auf bei-

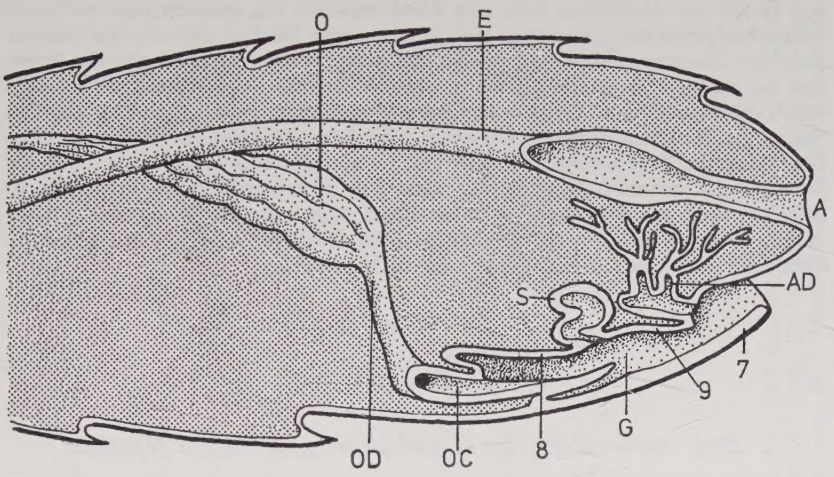


Abb. 1. Schema des Geschlechtsapparates eines weiblichen Geschlechtstiers. Abdominalsternite zum Teil numeriert. A = Anus, AD = Anhangsdrüse, E = Enddarm, G = Geschlechtshöhle, O = Ovar, Oc = Oviductus communis, OD = Ovidukt, S = Spermathek.

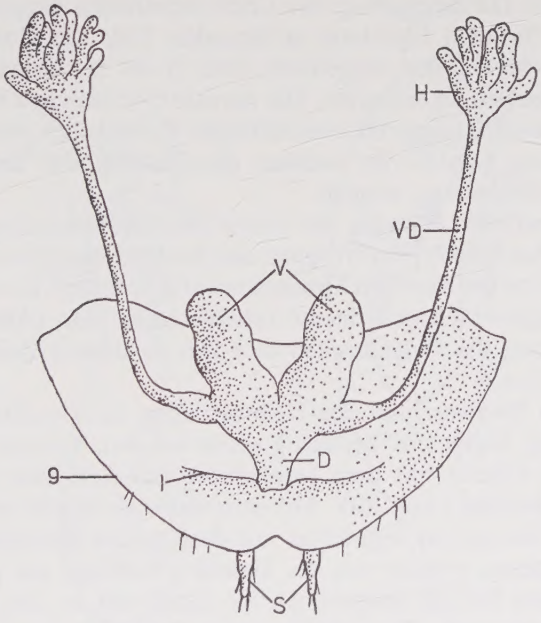


Abb. 2. Schema des Geschlechtsapparates eines männlichen Geschlechtstiers, von dorsal gesehen. D = Ductus ejaculatorius, H = Hoden, I = Intersegmentalmembran, S = Styli, V = Vesiculae seminales, VD = Vas deferens, 9 = 9. Sternit.

den Seiten des Abdomens nahe den Flankenhäuten des sechsten oder siebenten Abdominalsegmentes. Sie setzen sich je aus einem Büschel teilweise verzweigter Follikuli zusammen. Von ihnen gehen die beiden Vasa deferentia aus. Sie beginnen mit einem erweiterten Abschnitt, dem Hodenkelch (Calix), und ziehen dann unter Verengerung ihres Lumens kaudad und ventrad. Über dem neunten Sterniten führen sie je in ein längs verlaufendes Säckchen, die Vesicula seminalis, über. Die Vesiculae liegen beidseitig dem Ductus ejaculatorius an, welcher über der Mediane des neunten Sterniten liegt und sich zwischen neuntem und zehntem Sterniten nach außen öffnet. Der Gonoporus liegt auf der Spitze einer kurzen Papille, welche zuweilen als Penis bezeichnet wird. Die Lumina der Vesiculae stehen mit dem Lumen des Ductus in offener Verbindung.

VI. Resultate

1. Teil: Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zur Nymphe

A. Embryonalentwicklung der Geschlechtsorgane

Die Geschlechtsanlage wird beim Embryo von *K. flavicollis* frühestens während der Ausrollung des Keims, welche bei unseren Zuchtbedingungen etwa am 33. Tag beendet wird, sichtbar. Zu dieser Zeit hat schon die Differenzierung der Coelomepithelien eingesetzt (STRIEBEL 1960). Die dem Ektoderm anliegenden Teile der Coelomauskleidung haben Myoblasten ausgebildet, und in der medianen Wand sind Fettbildungszellen zu erkennen. Die dorsale Coelomwand bleibt jedoch vorerst ein undifferenziertes einschichtiges Epithel, mit Ausnahme der dorsomedialen Kante, von welcher die Bildung der mesodermalen Mitteldarmauskleidung ausgeht.

In den medialen Wänden der ersten neun Abdominalsegmente liegen dorsal des Fettkörpers Gruppen anscheinend undifferenzierter Zellen. Sie sind an der dorsalen Ursegmentwand befestigt. Es sind dies die paarigen, segmental angeordneten Geschlechtsanlagen (Abb. 3A). Eine Differenzierung der Urkeimzellen läßt sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht feststellen.

Vor dem Rückenschluß des Keimes bilden die Geschlechtsanlagen des siebenten Segmentes beidseitig einen soliden, ventrad gerichteten Strang aus, welcher mit dem Integument des siebenten Abdominalsterniten verwächst (Abb. 3B). Auf entsprechende Weise verbindet sich die Anlage des achten Segmentes mit dem achten Sterniten. Auch im neunten Segment werden von der Geschlechtsanlage aus paarige ventrad gerichtete Stränge ausgebildet. Sie legen sich an den Vorderrand des zehnten Sterniten. Diese Bildungen werden sich im siebenten Segment zu einem Teil der weiblichen, im neunten Segment zu einem Teil der männlichen Gonodukte entwickeln, während sie im achten Segment

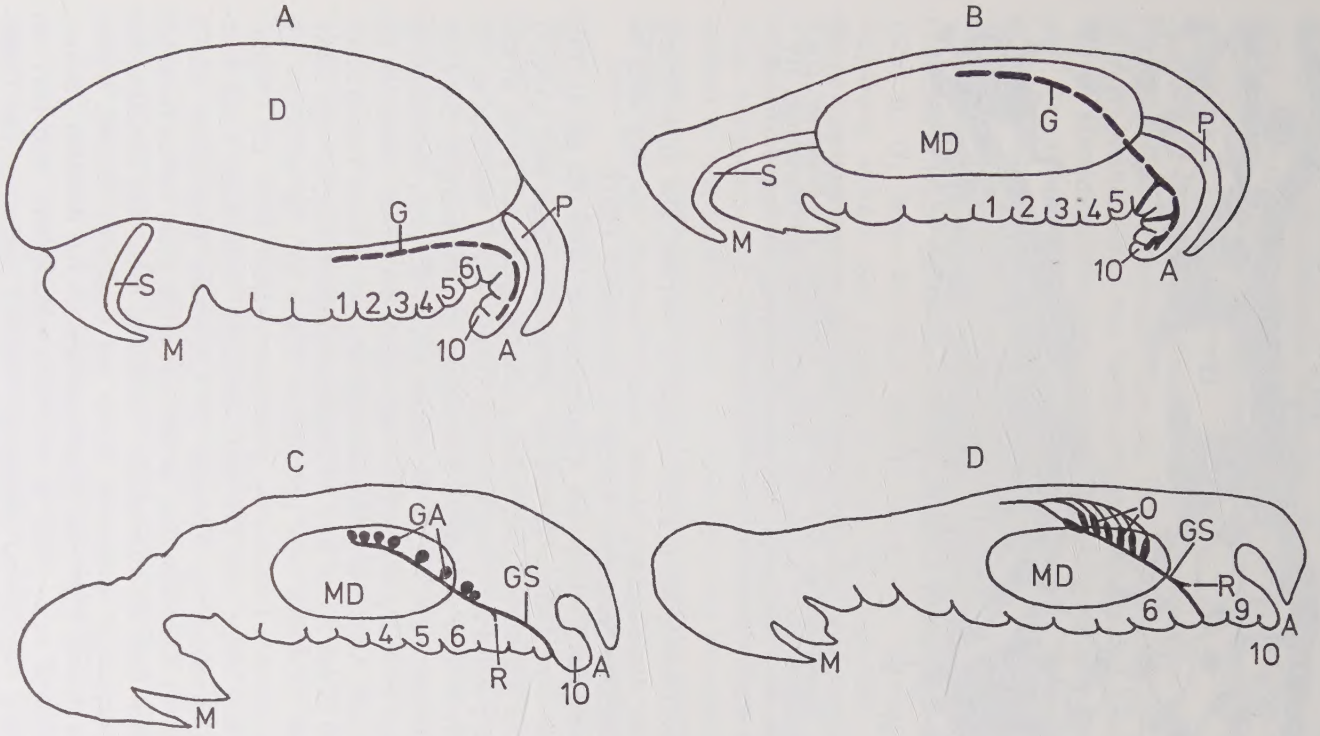


Abb. 3. Schema der embryonalen Entwicklung der Geschlechtsorgane. Abdominalsternite zum Teil numeriert. A: Embryo vor Rückenschluß (33. Tag). B: Embryo kurz nach Rückenschluß (42. Tag). C: männlicher Embryo (47. Tag). D: weiblicher Embryo (52. Tag). A = Anus, D = Dotter, G = Geschlechtsanlage, GA = Gonadenanlage, GS = Geschlechtsstrang, M = Mundöffnung, MD = Mitteldarm, O = Ovariolen, P = Proctodaeum, R = Rudiment der andersgeschlechtigen Gonoduktanlage, S = Stomodaeum.

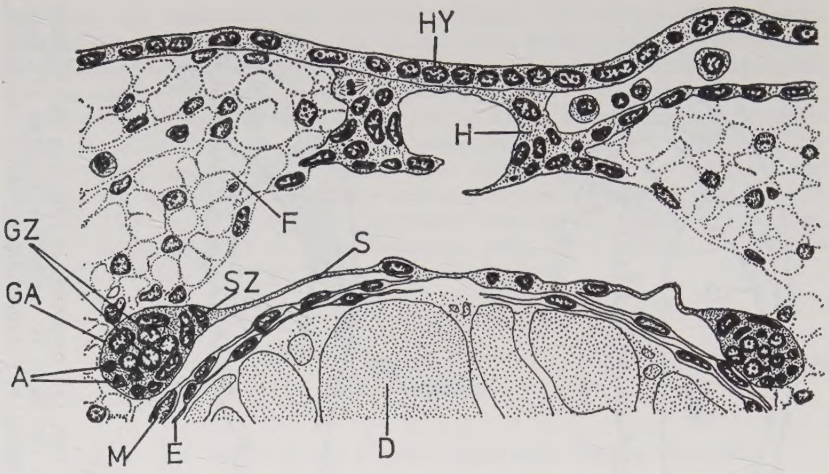


Abb. 4. Embryo kurz nach Rückenschluß (43. Tag), quer geschnitten. A = Zellkerne der Gonoduktanlage, D = Dotter, E = Entoderm, F = Fettkörper, GA = Geschlechtsanlage, GZ = Kerne von Geschlechtszellen, H = Herzanlage, HY = Hypodermis, M = mesodermale Mitteldarmauskleidung, S = Suspensorium, SZ = Kerne von somatischen Zellen der Geschlechtsanlage.

bei beiden Geschlechtern wieder abgebaut werden. Die mesodermale Anlage der Ausfuhrgänge ist also vorerst bisexuell, wie dies auch bei andern Insekten beobachtet worden ist (HEBERDEY 1931).

Während des Vollzugs des Rückenschlusses (etwa 38. bis 41. Tag) findet eine erste Differenzierung der Geschlechtsanlage statt (Abb. 4). Die ventral liegenden Zellen nehmen eine langgestreckte Form an und legen sich parallel zur Längsachse des Keimes. Später schließen sie sich unter Verlust ihrer metameren Anordnung zu zwei paarigen Zellsträngen zusammen (Abb. 3B, C). Sie setzen sich in die oben beschriebenen bisexuellen Gonoduktanlagen fort und stellen mit diesen zusammen die mesodermale Anlage des Ausfuhrapparates dar. Diesen Genitalsträngen sitzen in den ersten acht Abdominalsegmenten kugelförmige Häufchen meist rundlicher oder polygonaler Zellen auf. Sie enthalten, wie aus ihrer späteren Entwicklung geschlossen werden kann, die Urkeimzellen. Diese lassen zum Teil jetzt schon eine – allerdings wenig deutliche – Differenzierung erkennen. Ihr Chromatin konzentriert sich in der Nähe der Kernmembran, so daß der Kern einen hellen Innenhof zeigt. Darin liegt ein eosinophiler Nucleolus. Über den Urkeimzellen liegen abgeplattete somatische Zellen mit dunkleren Kernen, welche durch ein dünnes Ligament (Suspensorium) an der dorsalen Coelomwand befestigt sind. Auch in den Keimzellhäufchen, besonders am Rande, sind anscheinend somatische Elemente enthalten. Die Unterscheidung der beiden Zelltypen ist nicht immer möglich.

Die Gonadenanlage des achten Segmentes ist klein und verschmilzt mit derjenigen des siebenten Segmentes. Der Keim besitzt nun beidseitig sieben Gruppen von Urkeimzellen, von denen die sechs vorderen metamer angeordnet sind, während die hinterste aus zwei Segmenten entstanden ist (Abb. 3c).

Während des Rückenschlusses wird die Genitalanlage mit den emporwachsenden Keimrändern um den Dotter herum dorsad gehoben (Abb. 4). Dabei wirkt das Suspensorium, welches die Urkeimzellen mit der Mitteldarmmuskulatur verbindet, anscheinend eine Zugwirkung aus. Der kaudale Teil der Geschlechtsanlage weist keine Keimzellgruppen und damit auch keine dorsalen Ligamente auf. Er behält seine ventrale Lage bei.

Nun werden infolge einer teilweisen Reduktion der bisexuellen Gonoduktanlagen die ersten geschlechtlichen Unterschiede erkennbar (Abb. 3C, D). Beim Weibchen wird die männliche Anlage, d. h. der Zellstrang, welcher zum zehnten Sterniten führt, abgebaut. Entsprechend löst sich beim Männchen die Verbindung mit dem siebenten Sterniten. Die Geschlechtsleisten sind jetzt mit dem Ektoderm nur noch in der Nähe des zukünftigen Gonoporus verbunden. Kurze Fortsätze, beim Männchen nach unten, beim Weibchen nach hinten gerichtet, bleiben an den Ausfuhrgängen als Rudimente der zweigeschlechtigen Anlage noch einige Zeit erhalten, werden aber noch vor dem Schlüpfen verschwinden.

Beim Weibchen nehmen die metameren Teile des Geschlechtsapparates, d. h. die Keimzellhäufchen mit den ihnen aufsitzenden somatischen Zellen, nach dem Rückenschluß eine längliche Form an und neigen sich nach vorn (Abb. 3C). Aus jeder dieser Zellgruppen wird eine Ovariole entstehen. Es werden somit beidseitig sieben Eiröhren angelegt. Eine solche segmentale Entstehung der Eiröhren findet sich nicht bei allen Termiten (vgl. 53). Aus dem Suspensorium entstehen die Terminalfila. Sie verlaufen von jeder Ovariole aus als dünnes Filament nach vorn und oben, um einzeln mit dem Endfaden der hintersten Ovariole zu verwachsen. Die Terminalfila der beiden Ovarien treten miteinander nahe dem Pericardialseptum im vorderen Drittel des Abdomens in Verbindung.

Beim Männchen verschwinden die Suspensorien der Hodenanlagen nach dem Rückenschluß. Die Keimzellgruppen behalten ihre rundliche Form bei. Sie stellen nicht die Anlagen der einzelnen Hodenfollikel dar; ihre metamere Anordnung wird sich während der ersten Larvenstadien verwischen.

Die embryonale Entwicklung der Geschlechtsorgane ist somit im wesentlichen abgeschlossen. Vor dem Schlüpfen (55. Tag) beginnen die segmentalen Gonadenanlagen am rostralen Ende der Geschlechtsstränge zusammenzurücken. An ihrer Berührungsstelle mit dem Ekto-

derm bilden die mesodermalen Geschlechtsstränge Terminalampullen mit deutlichem Lumen. Diese legen sich beidseitig an Hypodermisverdickungen, welche die Stelle des zukünftigen Gonoporus anzeigen, beim Weibchen zwischen siebentem und achtem, beim Männchen zwischen neuntem und zehntem Abdominalsterniten.

B. Die Geschlechtsorgane der Larven und Pseudergaten

Die in diesem Kapitel beschriebenen Pseudergaten entstammen unseren Zuchten und haben somit sicher kein Nymphenstadium durchlaufen (vgl. S. 20). Auf die Geschlechtsorgane von Pseudergaten, welche natürlichen Kolonien entnommen wurden, soll im nächsten Kapitel eingegangen werden.

1. Die Gonaden

Weibchen

Die insgesamt 14 Ovariolen der frisch geschlüpften weiblichen Larve sind, wie im ersten Kapitel beschrieben, segmental angelegt worden. Ihr proximaler, dem Ovidukt aufsitzender Teil enthält Geschlechtszellen und somatische Zellen. In der distalen Partie, welche sich in das Terminalfilum fortsetzt, liegen nur somatische Zellen. Eine schwache Tunica propria ist schon zu erkennen.

Die nach dem Schlüpfen einsetzende Oogenese (Abb. 5) läßt ein räumliches Entwicklungsgefälle erkennen. In den kaudal liegenden Ovariolen schreitet sie schneller fort als in den rostralen, und innerhalb der einzelnen Eiröhren sind die basal liegenden Geschlechtszellen, wie allgemein bei den Insekten, am weitesten entwickelt. Kurz nach dem Schlüpfen vermehren sich die Oogonien durch mitotische Teilungen und differenzieren sich vom zweiten bis dritten Larvenstadium an zu Oocyten erster Ordnung (Abb. 6). Kern und Plasma zeigen dabei eine deutliche Volumenzunahme und die Färbbarkeit der Kerne nimmt ab. Spätestens zu diesem Zeitpunkt lassen sich die Keimzellen gut von den somatischen Zellen unterscheiden. Diese sind durch ihre abgeplattete Form, stärkere Basophilie der Kerne sowie das Fehlen von sichtbaren Zellgrenzen gekennzeichnet.

Im dritten Larvenstadium gehen die Oocyten in die Prophase der ersten Reifeteilung ein. Dabei bilden sich die Chromosomen als fädige gewundene Strukturen (Leptotän) und ballen sich unter Längskontraktion auf der einen Seite des Kerns zusammen (Zygotän, Pachytän). Die gegenüberliegende Kernpartie enthält nur Karyolymphe und den Nucleolus. Später verteilen sich die Chromosomen unter weiterer Verkürzung wieder über den Kern. Die Meiose wird nur bis zu diesem Zu-

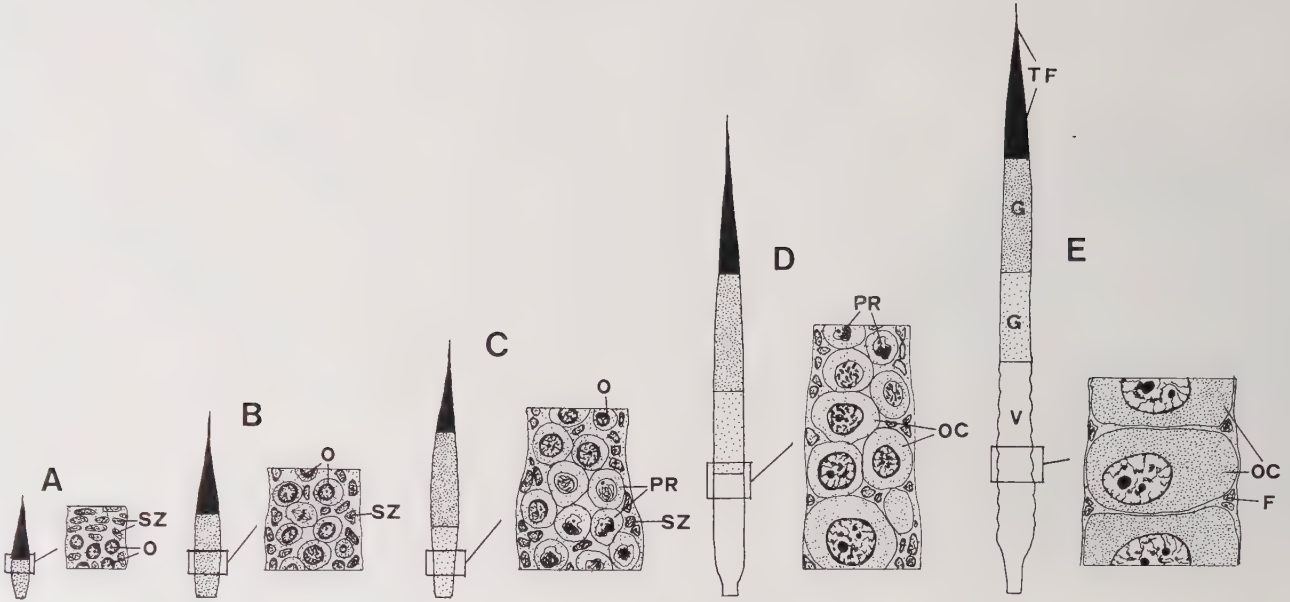


Abb. 5. Schema der larvalen Ovariolenentwicklung. A: Erstes Larvenstadium. B: Zweites Larvenstadium. C: Drittes Larvenstadium. D: Viertes Larvenstadium. E: Pseudergat. F = Follikelepithel, G = Germarium (eng punktiert: Oogonien, weit punktiert: Prophasestadien der ersten Reifeteilung), SZ = somatische Zellen, TF = Terminalfilum, V = Vitellarium.

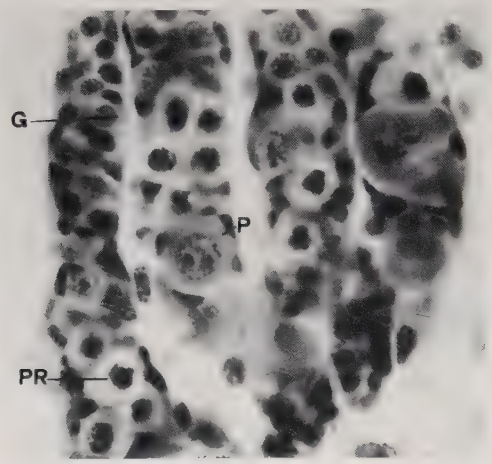


Abb. 6. Ovariolen einer Larve des vierten Stadiums. G = Geschlechtszelle vor der Prophase der ersten Reifeteilung, PR = Prophasestadium der ersten Reifeteilung, P = Geschlechtszelle nach der Prophase der ersten Reifeteilung, Beginn des Plasmawachstums.

stand, welcher als spätes Stadium der Prophase der ersten Reifeteilung zu bezeichnen ist, fortgesetzt. Die Chromosomen lösen sich wieder auf, und das Chromatin verteilt sich flockig über den Oocytenkern.

Während der darauffolgenden zweiten Wachstumsphase, dem Plasmawachstum, vergrößern sich Kern und Zelleib des Oocyten. Im vierten Larvenstadium sind die untersten Oocyten perlschnurartig aneinandergereiht und je von einem Epithel von abgeplatteten Follikelzellen umgeben, welche anscheinend von den oben beschriebenen somatischen Zellen der Eiröhre abstammen. Das Zytoplasma dieser Eizellen ist stark basophil. Dies ist wahrscheinlich auf die Zunahme von ribosomaler RNS zurückzuführen (Gabé & Noirot 1961). Die Kerne erscheinen demgegenüber hell. Sie enthalten Chromatinschollen sowie mehrere teilweise vakuolisierte Nukleolen von unterschiedlichem färberischem Verhalten. Die Vitellogenese setzt bei der Larve noch nicht ein.

Die Ovariolen verlängern sich während der Oogenese und rücken noch näher am rostralen Ende der Ovidukte zusammen, so daß ihre ursprüngliche seriale Anordnung nicht mehr gut zu erkennen ist. Sie sind mit den Ausfuhrgängen durch kurze Eistiele verbunden, welche vom dritten Larvenstadium an als Ausbuchtungen der Oviduktwand entstanden sind.

Kurz nach dem Schlüpfen lagern sich den Ovariolen Zellen des Fettkörpers an (Abb. 7). Ihre Kerne platten sich dabei ab und werden stärker basophil. Diese Bindegewebszellen ordnen sich später epithelartig an und bilden die Peritonealhülle des Ovars, wobei ihr Plasma eine

Abb. 7. Ovariole einer Larve des zweiten Stadiums. A = Anlage der Peritonealhülle, F = Fettkörper, G = Geschlechtszelle, S = Kern einer somatischen Zelle.

fibrilläre Struktur annimmt. Eine ähnliche Entstehung der Peritonealhülle aus Fettgewebe wurde schon bei mehreren Insekten beobachtet, z. B. bei *Blatta germanica* (HEYMONS 1892).

Männchen

Beim Männchen verschmelzen während der ersten Larvenstadien die metameren Teile der Gonadenanlagen, welche den beiden Ausfuhrgängen als je sieben hintereinander liegende Zellgruppen aufgesessen haben, auf beiden Seiten miteinander (Abb. 8). Die Keimzellen bilden

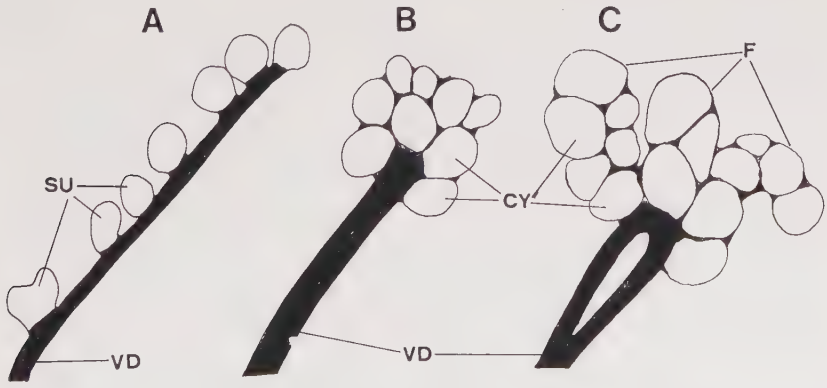


Abb. 8. Schema der larvalen Hodenentwicklung. A: Erstes Larvenstadium. B: Drittes Larvenstadium. C: Pseudergat. CY = Cysten, F = Hodenfollikel, SU = segmental angeordnete Gruppen von Urkeimzellen, VD = Vas deferens.

nun Cysten, welche gegeneinander durch flache somatische Zellen abgegrenzt sind. Bei diesen Cysten kann es sich nicht um direkte Abkömmlinge der segmentalen Keimzellhäufchen handeln; ihre Zahl ist variabel und meist größer als sieben. Bei den Pseudergaten sind sie zu drei bis sechs Hodenfollikeln von verschiedener Länge geordnet.

Die Spermatogenese setzt während der Larvalentwicklung noch nicht ein. Die Keimzellen zeigen lediglich eine Volumenzunahme. Dies hat ein gewisses Wachstum der Hoden zur Folge. Eine Zellvermehrung unterbleibt jedoch; die Gonaden der männlichen Embryonen, jungen Larven und Pseudergaten setzen sich je aus etwa 120 Zellen zusammen. Mitosen wurden nie beobachtet.

Um die Gonaden wird wie beim Weibchen aus Abkömmlingen des Fettkörpers eine bindegewebige Peritonealhülle angelegt. Sie setzt sich gegen vorn beidseitig in einen dünnen Zellstrang fort, welcher den Hoden im Fettgewebe verankert.

2. Die Ausfuhrgänge

Die Gonodukte bestehen zur Zeit des Schlüpfens aus zwei paarigen soliden Strängen mesodermaler Entstehung, auf deren Vorderende die Gonadenanlagen sitzen. Kaudal weisen sie Terminalampullen auf, welche am Ort des zukünftigen Gonoporus mit einer Hypodermisverdickung verwachsen sind. Es ist dies beim Weibchen zwischen siebentem und achtem, beim Männchen zwischen neuntem und zehntem Abdominalsterniten.

Die Zellen der weiblichen Geschlechtsstränge zeigen schon kurz nach dem Schlüpfen eine erste histologische Differenzierung: ihr Plasma enthält optisch leere Vakuolen verschiedener Größe. Die drüsige Beschaffenheit der mesodermalen Ausfuhrgänge wird im Laufe der weiteren Entwicklung noch deutlicher werden. Während der ersten Larvenstadien wachsen beim Weibchen von der Gonoporusanlage aus zwei paarige Ektodermeinstülpungen den Terminalampullen entgegen (Abb. 9A), welche nach Heberdey (1931) als Primärkanälchen bezeichnet werden sollen. Sie stellen die Anlagen der ektodermalen Oviduktanteile dar. Etwa vom dritten Larvenstadium an weisen sie kaudal einen unpaaren gemeinsamen Endabschnitt auf, den Oviductus communis, welcher sich durch den zwischen siebentem und achtem Abdominalsterniten gelegenen Gonoporus in die Geschlechtshöhle öffnet. Die Terminalampullen sind mit dem distalen Ende der Primärkanälchen verbunden, so daß die Geschlechtsstränge die Fortsetzung der Primärkanälchen bilden. Die Ovidukte setzen sich somit aus einem proximalen ektodermalen und einem distalen mesodermalen Anteil zusammen. Bei der älteren Larve werden die Terminalampullen zurückgebildet.

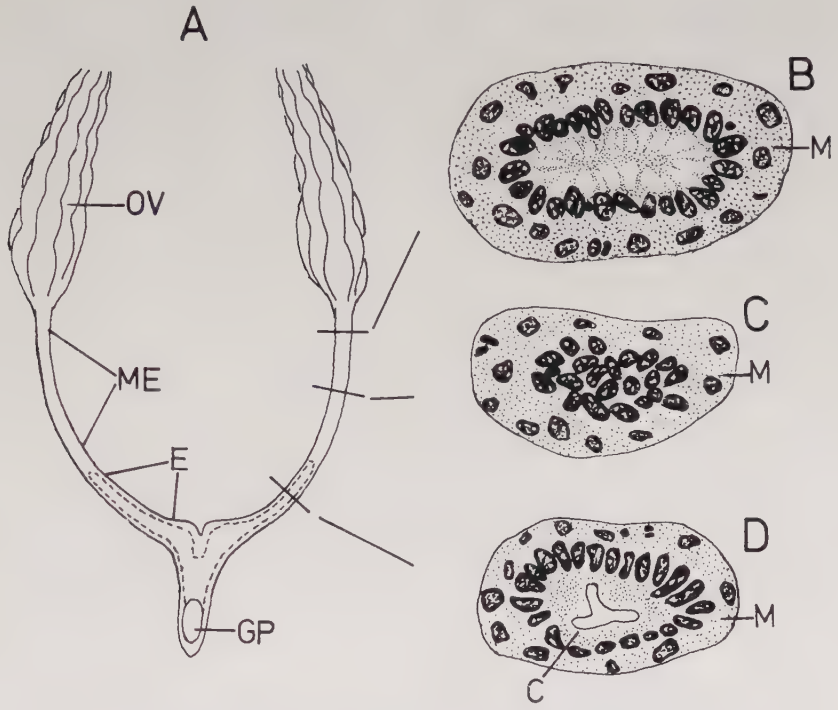


Abb. 9. Ovidukte eines Pseudergaten. A: Schema. Lumen des ektodermalen Teils durch unterbrochene Linie angegeben. B: Querschnitt durch den mesodermalen Teil nahe dem Ovar. C: Querschnitt durch den mesodermalen Teil, weiter basal. D: Querschnitt durch den ektodermalen Teil. C = Cuticula, E = ektodermaler Teil des Ovidukts, GP = Gonoporus, M = Muskularis, ME = mesodermaler Teil des Ovidukts, OV = Ovar.

Die Ovidukte der Pseudergaten lassen sich auf Grund ihrer Entstehung und ihres histologischen Baus in fünf Abschnitte unterteilen (Abb. 9). Am distalen Ende, in der Nähe der Eiröhren, sind ihre Zellen zu einem einschichtigen Epithel angeordnet und bilden die Wandung eines rundlichen Rohrs. Dessen Inneres wird von Plasmasträngen ausgefüllt, welche von den Wandzellen aus zentripetal verlaufen. Weiter gegen Gonoporus hin zeigt der Querschnitt des Oviduktes ungeordnete Zellen; ein Ansatz zur Hohlorganbildung ist hier noch nicht zu erkennen. Proximal schliesst sich der Bereich der reduzierten Terminalampulle an. Hier liegen die Kerne wieder peripher, und ins Innere ziehen Plasmastränge. Die drei beschriebenen Oviduktanteile stammen von der Geschlechtsleiste ab. Die Gonodukte setzen sich gegen hinten in die Primärkanälchen fort. Diese besitzen ein Lumen, welches gegen das einschichtige Wandepithel durch eine Cuticula abgegrenzt ist (Abb. 9D). Vor der Geschlechtsöffnung vereinigen sie sich zu einem

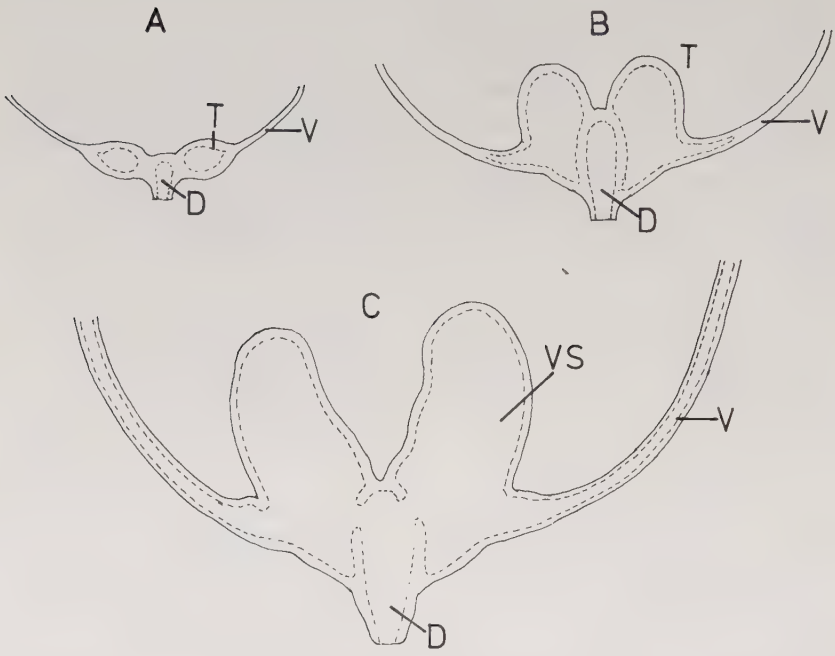


Abb. 10. Entwicklung des Ductus ejaculatorius und der Vesiculae seminales, schematisch. A: Larve des zweiten Stadiums. B: Pseudergat. C: älteres Geschlechtstier. D = Ductus ejaculatorius, T = Terminalampulle, V = Vas deferens, VS = Vesicula seminalis.

Oviductus communis von gleichem histologischem Bau. Primärkanälchen und gemeinsamer Ovidukt machen entsprechend ihrer ektodermalen Herkunft während der Häutungen die charakteristischen Veränderungen der Hypodermis mit.

Beim Männchen senkt sich während der ersten Larvalstadien am Orte der Gonoporusanlage eine unpaare Ektodermtasche ein (Abb. 10A). Die Terminalampullen liegen ihr seitlich an. Sie werden nicht wie beim Weibchen zurückgebildet, sondern vergrößern sich im Laufe der weiteren Entwicklung und behalten ihr Lumen bei. Die Geschlechtsstränge der Pseudergaten zeigen an ihren beiden Enden, d. i. in der Nähe der Hoden und der Terminalampullen, ein Lumen, welches von einschichtigem Epithel umgeben ist. Dazwischen verlaufen sie als solide Stränge. Alle Teile des männlichen Ausfuhrapparates sind somit angelegt. Aus der Ektodermeinstülpung wird sich der Ductus ejaculatorius entwickeln. Die Terminalampullen stellen die Anlage der Vesiculae seminales dar. Die Vasa deferentia werden aus den Geschlechtssträngen entstehen, sind also im Gegensatz zu den weiblichen Gonodukten rein mesodermaler Natur.

Bei beiden Geschlechtern wird um sämtliche Teile des Ausfuhrsystems vom zweiten bis dritten Larvenstadium an eine bindegewebige Hülle, die zukünftige Muskularisschicht, angelegt. Sie zeigt bei der Larve noch keine Querstreifung. Von den ektodermalen Anlagen aus ziehen zusätzlich Muskelzüge zu verschiedenen Stellen der Hypodermis. Die Herkunft dieser Muskelzüge konnte nicht ermittelt werden.

3. Die weiblichen Anhangsorgane

Zu den weiblichen Anhangsorganen zählen die Spermathek und die Anhangsdrüse. Während des ersten Larvenstadiums weist die Hypodermis an der Stelle der späteren Austrittsorte dieser Organe Verdickungen auf. Von diesen Anlagen aus wird in den folgenden Stadien je eine unpaare Ektodermtasche eingesenkt (Abb. 11). Die Spermathek verläuft beim Pseudergaten von ihrer zwischen achtem und neuntem Abdominalsterniten gelegenen Bildungsstelle aus als längliches Säckchen nach vorn und ist mit ihrem Vorderende gegen oben gekrümmt. Die Anhangsdrüse mündet zwischen neuntem und zehntem Abdominalsterniten. Sie zieht beim Pseudergaten ebenfalls rostralwärts, um sich distal in zwei hintereinandergelegene nach oben

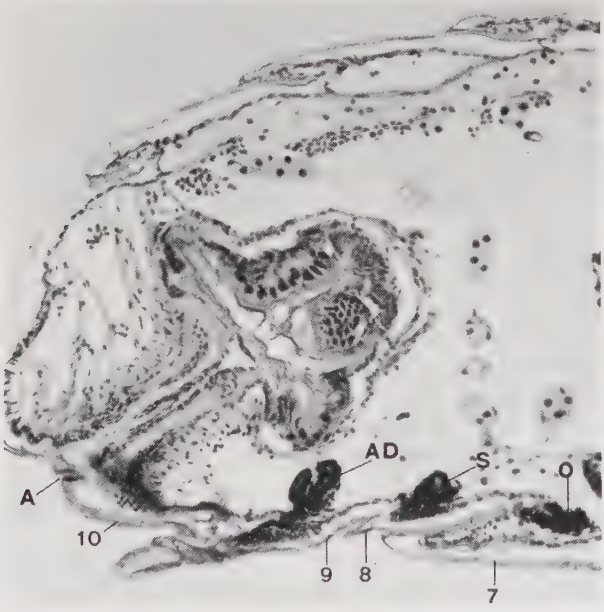


Abb. 11. Längsschnitt durch einen weiblichen Pseudergaten, Abdominalsternite numeriert. A = Anus, AD = Anhangsdrüse, O = Oviductus communis, S = Spermathek.

gerichtete Gänge aufzugabeln. Von deren Ende gehen je ein oder zwei Tubuli von geringerem Durchmesser aus. Die Anhangsorgane der Larven sind histologisch noch nicht differenziert. Ihr Epithel ist einschichtig und zeigt gegen das Lumen hin eine Cuticula, welche bei den Häutungen jeweils abgestoßen und neu gebildet wird.

Während der Larvalentwicklung entsteht um die Spermathek und den proximalen Teil der Anhangsdrüse, nicht aber um deren Tubuli, eine bindegewebige Zellschicht. Aus dieser wird sich nach der Imaginalhäutung die Muskularis entwickeln. Außerdem werden die Anhangsorgane durch Muskelzüge mit der Hypodermis verbunden.

C. Die Geschlechtsorgane von Nymphen und von Pseudergaten aus natürlichen Kolonien

Bei der Untersuchung des Geschlechtsapparates von Nymphen und von Pseudergaten aus natürlichen Kolonien ist zu berücksichtigen, daß die Vergangenheit der betreffenden Tiere nicht bekannt ist; insbesondere können vorausgegangene Regressionshäutungen nicht festgestellt werden. Es ist anzunehmen, daß diese den Zustand des Geschlechtsapparates besonders bei Pseudergaten und bei Nymphen mit kurzen Flügelanlagen beeinflussen. Es soll deshalb zuerst auf die Nymphen mit langen Flügelanlagen eingegangen werden.

1. Nymphen des zweiten Stadiums

Nymphen des zweiten Stadiums können anhand ihrer langen Flügelanlagen leicht erkannt werden. Die im folgenden beschriebenen Tiere zeigen noch keine Anzeichen einer baldigen Häutung zum Geschlechtstier.

Weibchen

Der weibliche Geschlechtsapparat unterscheidet sich bei ihnen nur wenig von demjenigen der Pseudergaten. Die in den Ovariolen basal liegenden Oocyten haben an Volumen zugenommen. Die Samenkapsel der Spermathek ist schon wie beim Geschlechtstier U-förmig gekrümmt. Ihr Durchmesser ist vorerst kaum größer als derjenige des Stiels. Anhangsdrüse und Spermathek werden durch einschichtiges Epithel gebildet, welches noch keine histologische Differenzierung erkennen läßt.

Männchen

Die Geschlechtsorgane der männlichen Nymphen mit langen Flügelanlagen zeigen unterschiedliche Entwicklungszustände. In den Hoden der reiferen Formen finden sich fertige Spermien.

Die Spermatogenese (Abb. 12, 13) beginnt wie allgemein bei den Insekten im apikalen Teil der Hodenfollikel. Dort machen die zwischen abgeplatteten somatischen Zellen liegenden Spermatogonien Vermehrungsteilungen durch. Weiter basal sind sie zu Cysten zusammengefaßt, deren Wand durch somatische Zellen gebildet wird. Die Cysten enthalten Zellen mit einheitlichem Entwicklungszustand und wandern mit fortschreitender Differenzierung basalwärts. Die in ihnen ablaufenden Reifeteilungen wurden von STELLA (1938) beschrieben; sie laufen über die allgemein bekannten Stadien ab. Während der darauf folgenden

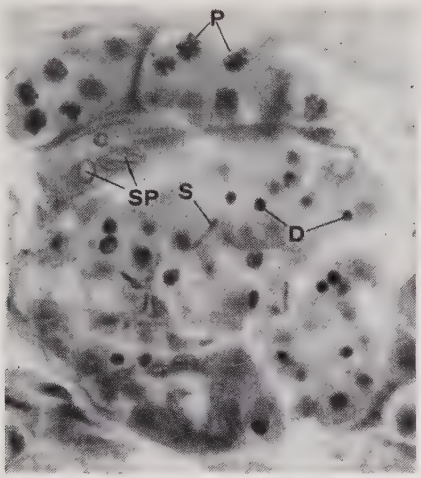


Abb. 12. Hodenkelch einer Nymphe des zweiten Stadiums. D = degenerierende Geschlechtszellen, P = Prophasestadien der ersten Reifeteilung, Geschlechtszellen noch zu Zysten zusammengefaßt, S = Spermium, SP = Spermatiden.

Spermiogenese sammelt sich das Chromatin am Rande der rundlichen Kerne. Das Zytoplasma wird abgestoßen und fließt in der Cyste zu einer homogenen Masse zusammen. Die darin eingebetteten Spermatidenkerne nehmen eine ovale, später spindelförmige Gestalt an. Ihr Querschnitt wird ellipsenförmig. Unter Verringerung des Volumens wandeln sie sich zu Spermien um. Ihre Basophilie nimmt dabei zu. Die Spermien erscheinen im Paraffinschnitt als abgeplattete Stäbchen, welche sich gegen das eine Ende verjüngen. Sie wurden lange für geißellos und immobil gehalten (GRASSÉ 1949). Erst TUCKENBRODT (1964) zeigte nach Phasenkontrastuntersuchungen von Nativpräparaten, daß sie am verdickten Vorderende zwei bewegliche Geißeln und längs des Zelleibes einige unbewegliche Fortsätze aufweisen. Diese Befunde können anhand eigener Beobachtungen bestätigt werden. Nicht alle Spermatogonien jedoch differenzieren sich zu Spermien. Im Laufe

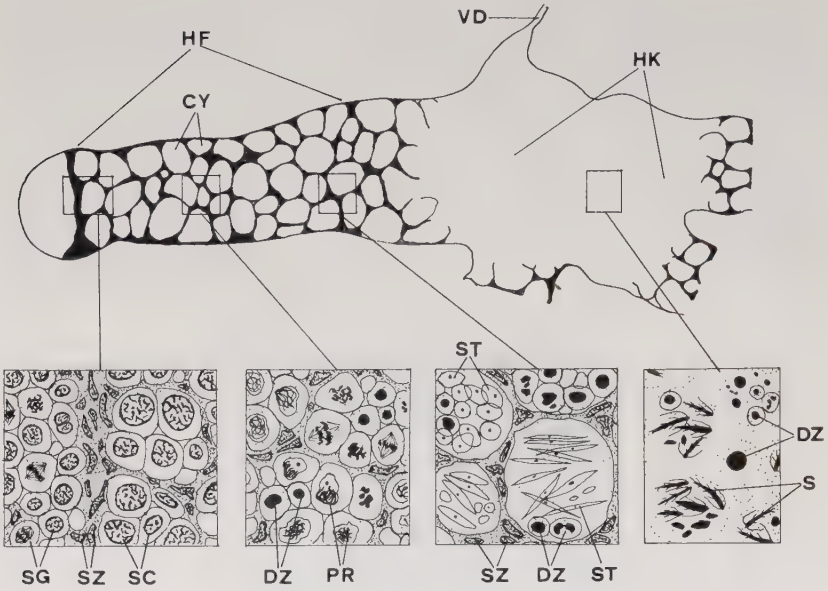


Abb. 13. Hoden eines männlichen Geschlechtstiers, ein Jahr nach der Koloniegründung. Hodenfollikel zum Teil abgeschnitten. CY = Cysten, DZ = degenerierende Geschlechtszellen, HF = Hodenfollikel, HK = Hodenkelch, PR = Prophasestadien der ersten Reifeteilung, S = Spermien, SG = Spermatogonien, SZ = somatische Zellen, ST = Spermatiden, VD = Vas deferens.

ihrer Entwicklung, oft während der Reifeteilungen, degenerieren sie zum Teil mit deutlicher Kernpyknose oder Karyorhexis. Diese Erscheinung wurde bei *K. flavicollis* erstmals von Jucci (1924) beschrieben. Die Produkte der Spermatogenese – Spermien, abgestoßenes Plasma und degenerierende Geschlechtszellen – sammeln sich im Hodenkelch (Abb. 12).

Bei den Formen mit reifen Spermien weisen die Ausfuhrgänge und Vesiculae seminales gewisse Differenzierungen auf. Das Epithel der Vasa deferentia scheint, mindestens im distalen Teil, sekretorisch tätig zu sein. Das Plasma ist vakuolisiert. Auch die Wand der Vesiculae seminales, ein einschichtiges Zylinder- bis Pflasterepithel, scheidet in das Lumen geringe Sekretmengen aus. Ihre endgültige Differenzierung wird sie jedoch erst später erlangen. Produkte der Spermatogenese finden sich oft in der distalen Partie der Vasa deferentia, manchmal auch in ihrem proximalen Teil und in den Vesiculae seminales.

Es wurden auch Tiere gefunden, welche keine Spermien aufwiesen; die Spermatogenese verlief bei diesen Formen bis zur Prophase der ersten Reifeteilung.

2. Nymphen mit kurzen Flügelanlagen und Pseudergaten

Die Geschlechtsorgane von Nymphen mit kurzen Flügelanlagen und von Pseudergaten, welche natürlichen Kolonien entstammen, zeigen unterschiedliche Entwicklungszustände. Bei manchen Tieren stehen sie auf der Stufe von Larven, welche keine Regressionshäutung durchgemacht haben, bei andern entspricht ihr Differenzierungsgrad eher demjenigen der Nymphen mit langen Flügelanlagen. Diese Streuung ist besonders beim Männchen deutlich. Im allgemeinen ist der Geschlechtsapparat der Nymphen mit kurzen Flügelanlagen weiter entwickelt als derjenige der Pseudergaten.

2. Teil: Die primären Geschlechtstiere

A. Die geflügelten Geschlechtstiere

1. Allgemeine Bemerkungen

In Südfrankreich entstehen die geflügelten Geschlechtstiere von *K. flavicollis* im Spätsommer und Herbst. Nach der Imaginalhäutung bleiben sie einige Wochen in der Kolonie. Sie machen während dieser Zeit ihre letzte Entwicklung vor dem Schwärmen durch. Kriterien für die physiologische Reife der Geschlechtstiere, d. h. ihre Bereitschaft, auszufliegen und eine neue Kolonie zu gründen, sind nach GRASSÉ (1942) Flugfähigkeit, leichte Entfernbarkeit der Flügel und positive Phototaxis.

Zur Bestimmung des Zeitpunktes der Reife wurden frisch gehäutete Geschlechtstiere im Labor auf diese Merkmale hin getestet. Vom siebenten bis elften Tag nach der Imaginalhäutung an bewegten sie sich auf vorgehaltene Lichtquellen zu, etwa eine Woche später konnten sie einige Meter weit fliegen, und nach einigen weiteren Tagen ließen sich ihre Flügel mit einer Pinzette leicht abbrechen. Die physiologische Reife wird demnach rund drei Wochen nach der letzten Häutung erreicht. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Zeitspanne zwischen Imaginalhäutung und Ausschwärmen länger dauert. Anfangs September 1968 wurden in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer (Südfrankreich) mehreren Kolonien Imagines entnommen, welche nach GRASSÉ als physiologisch reif zu bezeichnen waren. Entflügelt und in Petri-Schalen zusammengesetzt zeigten sie keinerlei Anzeichen einer geschlechtlichen Anziehung. Bei Geschlechtstieren, welche einige Wochen später gesammelt wurden, konnte jedoch das Tandemverhalten oft beobachtet werden. Es ist demnach die Fähigkeit zur Paarbildung als weiteres, relativ spät auftretendes Merkmal der physiologischen Reife zu betrachten.

2. Die Geschlechtsorgane

Weibchen

Während der Häutung zum Geschlechtstier nimmt beim Weibchen das Volumen der den Eistielen aufsitzenden Geschlechtszellen zu. Einige Tage später wird das Plasmawachstum dieser am weitesten entwickelten Oocyten abgeschlossen. Ihre Follikelhülle zeigt nun zahlreiche Mitosen und wandelt sich von einem Plattenepithel zu einem Zylinderepithel mit länglichen Kernen um (Abb. 14A, B). Die Follikelzellen zeigen gegen das angrenzende Ooplasma je eine längliche, stark basophile Plasmavorwölbung. Bei der schwarmbereiten Imago haben sich die Follikelkerne vergrößert. Sie schnüren sich zum Teil quer zur Längsachse durch, so daß die Zellen zwei hintereinanderliegende Kerne aufweisen. Die Chromosomen treten dabei nicht in Erscheinung. Entsprechende amitotische Kernteilungen wurden auch bei andern Termiten beschrieben (Ahrens 1935b; Weesner 1955; Banerjee 1964). Noch vor dem Schwarmflug beginnt die Vitellogenese. Im Ooplasma der reifsten Oocyten sind, zuerst am Rande auftretend, helle Vakuolen sichtbar. Es könnte sich um Lipideinschlüsse handeln. Diese treten in der Eizelle im allgemeinen vor den Dotterschollen auf (Raven 1961). Ähnliche Vakuolen werden im Plasma der Follikelzellen gebildet. Die endgültige Reifung der Eizellen erfolgt erst nach Koloniegründung.

Die ektodermalen Teile des weiblichen Geschlechtsapparates erfahren im Zusammenhang mit der letzten Häutung zum Teil eine weitgehende Umgestaltung. Sie haben bei Nymphen, deren abgespreizte Flügelanlagen die bevorstehende Imaginalhäutung anzeigen, schon eine

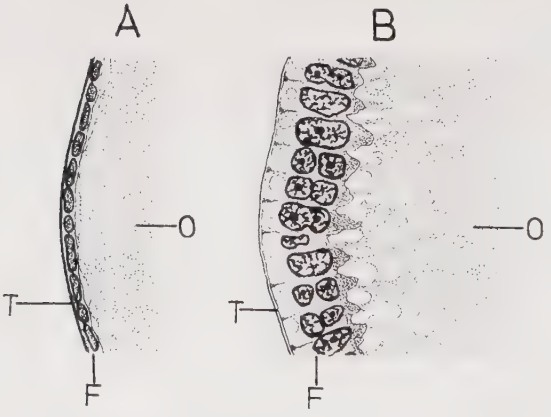


Abb. 14. Eifollikel geflügelter Geschlechtstiere. A: Imago kurz nach Häutung. B: Physiologisch reifes Geschlechtstier. F = Follikelepithel, O = Ooplasma, T = Tunica propria.

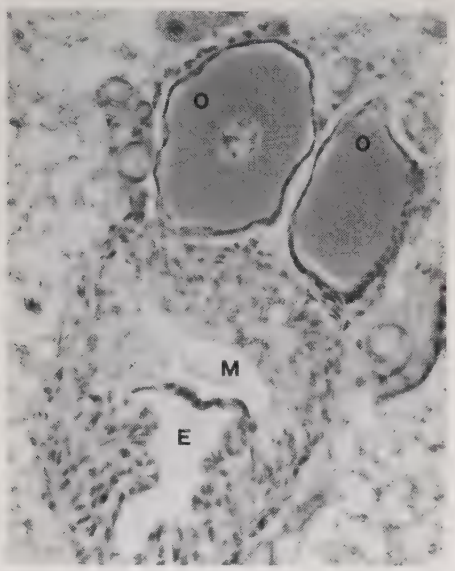


Abb. 15. Ovidukt einer Nymphe kurz vor der Imaginalhäutung. E = Lumen des ektodermalen Teils, M = Lumen des mesodermalen Teils, O = Oocyten.

neue Cuticula gebildet. Die Nymphencuticula befindet sich noch in ihrem Lumen; sie wird erst während der Häutung ausgestoßen.

Der ektodermale Ovidukt-Anteil wächst vor der Imaginalhäutung unter starker Zunahme des Durchmessers gegen die Gonaden hin aus und drängt die mesodermale Ausfuhrgang-Anlage zurück. Diese wird entsprechend kürzer und massiger (Abb. 15); sie bildet nur noch Calix und Eistiele. Ihre Wand besteht aus hohem Zylinderepithel, dessen rundliche bis ovale Kerne meist der Basalmembran aufliegen. Das Zytoplasma ist von wabig-vakuolisierter Struktur. Die Lumina der ektodermalen und mesodermalen Teile sind voneinander nur durch ektodermales Epithel getrennt, in welchem Zellen mit dunkeln Kernen die zukünftige Durchbruchstelle anzeigen. Nach der Häutung kollabiert das Lumen der ektodermalen Ovidukte, wobei sich die Wand stark fältelt.

Die Spermathek ist bei den Nymphen, welche kurz vor der Imaginalhäutung stehen, in einen dünnen Stiel und eine Samenkapsel von größerem Durchmesser gegliedert. Beide Teile sind innen von einer starken Cuticula ausgekleidet. Diese ist im Bereich der Samenkapsel von Poren durchsetzt. Im Stiel weist sie ringförmige, dicht aufeinanderfolgende Vorsprünge auf. Nach der Häutung differenziert sich das Epithel der Kapsel. Es zeigt bei der schwärmenden Imago eine komplizierte Struktur (Abb. 16). In der Nähe der Cuticula liegen Kerne von verschiedener Form. Die Zellgrenzen sind in diesem Bereich nicht zu

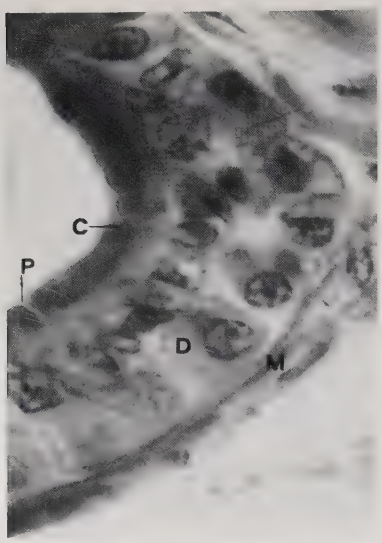


Abb. 16. Wand der Samenkapsel eines weiblichen Geschlechtstiers. C = Cuticula, D = Drüsenzelle, M = Muscularis, P = Pore in der Cuticula.

sehen. Der Basalmembran sitzen Zellen mit größeren, rundlichen Kernen und deutlicher Zellgrenze auf. Sie sind zum Teil zweikernig. Ihr Plasma kann vakuolisiert sein und reicht, mindestens in einigen Fällen, bis zur Cuticula. Es scheint sich um Drüsenzellen zu handeln. Die beiden Zelltypen können nicht immer klar voneinander unterschieden werden. Die Poren der Cuticula setzen sich als feine Kanäle in das Epithel fort. An manchen Stellen ist das Epithel der Samenkapsel einschichtig und weist gleichartige Zellen auf. Die vorliegenden Beobachtungen weisen auf einen Stoffaustausch zwischen Spermathek und darin befindlichen Spermien hin.

Die Anhangsdrüse erlangt ihre histologische Differenzierung erst zur Zeit der geschlechtlichen Tätigkeit der Imago. Während der letzten Häutung finden sich im Epithel der Tubuli und der distalen Abschnitte der beiden Drüsenkanäle Zellen mit pyknotischen Kernen. Sie werden in das Lumen abgestoßen und verschwinden noch vor dem Schwarmflug.

Nach der Imaginalhäutung zeigt die Muskularis der Ausfuhrgänge und der Anhangsorgane zum Teil Querstreifung. Diese ist aber weniger deutlich als bei der somatischen Muskulatur.

Männchen

Die Gonaden der männlichen Nymphen des letzten Stadiums zeigen vor der Imaginalhäutung eine deutliche Aktivitätssteigerung. Die Hodenkelche nehmen an Volumen zu; sie enthalten hauptsächlich de-

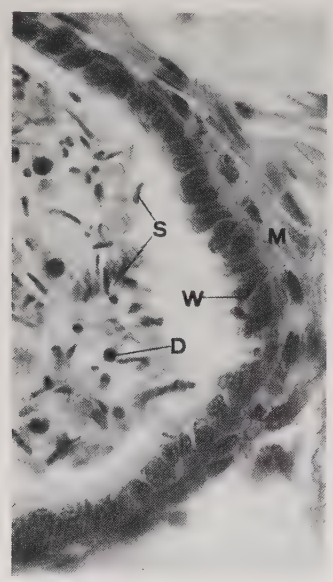


Abb. 17. Vesicula seminalis eines physiologisch reifen männlichen Geschlechtstiers. D = degenerierende Geschlechtszelle, M = Muscularis, S = Spermien, W = Wand der Vesicula seminalis.

generierende Geschlechtszellen und nur wenige Spermien. Nach der Häutung zum Geschlechtstier schwellen die Hodenkelche noch weiter an und weisen einen größeren Anteil an Spermien auf. Verlängerung der Hodenfollikel und vermehrte Mitosen in ihrem distalen Teil weisen ebenfalls auf eine Intensivierung der Spermatogenese hin. Beim physiologisch reifen Männchen ist der Hodenkelch wieder etwas verkleinert, enthält aber noch eine große Anzahl von Spermien.

Spätestens einige Tage nach der Imaginalhäutung beginnen die Produkte der Spermatogenese durch die Vasa deferentia in die Vesiculae seminales zu wandern. Diese sind beim schwärmenden Männchen prall gefüllt mit Spermien, abgestoßenem Plasma und degenerierenden Geschlechtszellen (Abb. 17). In ihrem rostralen Teil befindet sich zusätzlich Sekret, welches von den Wandzellen abgesondert worden ist.

Vor dem Ausschwärmen treten die Lumina des ektodermalen Ductus ejaculatorius und der mesodermalen Vesiculae miteinander in offene Verbindung (Abb. 10A, S. 32). Die Muskularishüllen des Geschlechtsapparates zeigen zur Zeit der physiologischen Reife eine nicht sehr deutliche Querstreifung.

B. Die geschlechtliche Tätigkeit

1. Allgemeine Bemerkungen

Entflügelte Imagines wurden paarweise in den schon beschriebenen Holznestchen gehalten (S. 18), welche eine leichte Beobachtung ermöglichten. In bestimmten Zeitabständen wurden sie fixiert. Meist hielten sich die Geschlechtstiere in der Zelle nahe beieinander auf und betasteten sich von Zeit zu Zeit gegenseitig mit Fühlern und Maxillarpapillen. Dabei krümmten sie sich häufig so, daß das Integument an der beleckten Stelle gespannt und die Intersegmentalhaut bloßgelegt wurde. Dieses Verhalten könnte mit der Freigabe eines Hautsekretes zusammenhängen.

Obwohl den Geschlechtstieren genügend Platz zur Verfügung stand, vergrößerten sie ihre Zelle meist, indem sie mit den Mandibeln von der Holzwand Spänchen abbissen, welche sie nur zum Teil als Nahrung verwendeten. Anscheinend war dies die Äußerung eines Triebes zur Erstellung des Kopulariums, welcher nach Isetta (1967) bei jungen Geschlechtstieren beobachtet wird und später verschwindet.

Die positive Phototaxis der Geschlechtstiere verlor sich zwei bis fünf Tage nach dem Zusammensetzen. Etwa zwischen dem zehnten und fünfundzwanzigsten Tag erfolgte die Kopulation. Dies wurde aufgrund des Vorkommens von Spermien in der Spermathek geschnittener Weibchen geschlossen. Die Begattung selbst wurde nur bei einem Pärchen beobachtet. Sie verlief, wie schon von Becker (1952) und Tuckenbrodt (1964) beschrieben, indem die Tiere bei voneinander abgewendeter Position mehrmals die Abdomenspitzen gegeneinander preßten. Der hintere Teil des Abdomens wurde dabei gedehnt, so daß zwischen den letzten Tergiten die Intersegmentalhaut bloßlag. Das betreffende Pärchen wurde einige Stunden nach der Kopulation fixiert. Die Vesiculae seminales des Männchens waren praktisch entleert, was darauf hinwies, daß es sich tatsächlich um eine Kopulation gehandelt hatte. Die Spermathek des Weibchens enthielt Spermien, welche jedoch auch von einer früheren Begattung herrühren konnten.

Die ersten Eier wurden im allgemeinen 11–30 Tage nach dem Ansetzen der Pärchen gefunden. Dies stimmt mit den Angaben anderer Autoren (Grassé & Noirot 1958; Striebel 1960; Tuckenbrodt 1964) ungefähr überein. Die Begattung findet, nach mikroskopischen Präparaten von Weibchen zu urteilen, im allgemeinen vorher statt. In der ersten Legeperiode wurden etwa 15 Eier abgelegt, pro Tag nicht mehr als eines. Nach einer Pause von einigen Wochen folgten wieder Legeperioden von unterschiedlicher Länge. Es gab auch Abweichungen von diesem Muster. Einige Weibchen produzierten ihr erstes Ei erst etwa ein Jahr nach der Koloniegründung.

Die Fruchtbarkeit der im Labor gehaltenen Geschlechtstiere war gering. Im allgemeinen legten die älteren Weibchen höchstens alle zwei bis drei Tage ein Ei, oft wochen- bis monatelang keines. Dies hing wahrscheinlich mit der Beschränkung des zur Verfügung stehenden Raumes zusammen. In natürlichen Kolonien wurden bis zu 200 Eier gefunden, was bei einer Embryonalentwicklung von 55 Tagen auf eine größere Fruchtbarkeit der betreffenden Pärchen hinwies. Auch im histologischen Präparat erschienen die Gonaden von Geschlechtstieren aus natürlichen Kolonien aktiver als diejenigen von Pärchen aus unseren Zuchten (vgl. S. 45).

Jungfräuliche Weibchen, welche paarweise zusammengesetzt oder einzeln in verwaiste Kolonien gegeben wurden, legten manchmal ebenfalls Eier ab. Von 31 so erhaltenen parthenogenetischen Eiern entwickelte sich nur eines bis zum Schlüpfen. Die Legetätigkeit jungfräulicher Weibchen wurde auch von TUCKENBRODT (1964) referiert. GRASSÉ & NOIROT (1946, 1960) berichten über die Ablage teilweise entwicklungsfähiger parthenogenetischer Eier durch Ersatzgeschlechtstiere. Anhand der vorliegenden Beobachtungen läßt sich nicht entscheiden, ob die Parthenogenese bei *K. flavicollis* einen wesentlichen Modus der Fortpflanzung bildet.

TUCKENBRODT (1964) gibt aufgrund zytologischer Untersuchung abgelegter Eier an, daß die Fähigkeit zur Parthenogenese nach der Kopulation verlorengeht. Dies wurde durch eigene Versuche bestätigt. 30 Pärchen von älteren Geschlechtstieren wurden getrennt. Da die Geschlechtstiere bei vollständiger Isolation bald sterben, wurden ihnen je zwei Larven zugegeben. Die Weibchen legten nach Entfernung des Partners höchstens drei Eier, während die Legetätigkeit von intakten Pärchen, welche gleichzeitig als Kontrolle beobachtet wurden, andauerte. Ob die Begattung den wesentlichen Faktor darstellte, wäre noch zu untersuchen.

2. Die Geschlechtsorgane

Weibchen

Die Vitellogenese, welche schon beim geflügelten Weibchen eingesetzt hat (S. 38), schreitet nach der Paarbildung vorerst nicht weiter voran. Einige Tage nach dem Zusammensetzen mit dem Geschlechtspartner degenerieren die reifsten Oocyten des Weibchens. Dabei zerfällt der Kern der Eizelle unter Auflösung der Kernmembran. Das Follikelepithel wird mehrschichtig und dringt in das sich vermindernde Ooplasma ein. Es scheint die Eizelle zu phagozytieren. Nach der Resorption des Oocyten sind die Follikelzellen noch einige Zeit im Ovariolenstiel zu beobachten. Sie weisen verschiedene Anzeichen des Zerfalls auf. Die umliegende Partie der Tunica propria hat sich durch diese

Vorgänge entspannt und zeigt nun eine starke Fältelung. Während dieser Degenerationserscheinungen beginnt in weniger weit entwickelten Oocyten die Vitellogenese mit Vakuolenbildung im Ooplasma und amitotischen Kernteilungen im Follikelepithel (Abb. 14, S. 38).

Vom elften Tag nach der Paarbildung an, meist aber erst später, wurde die Bildung von Dotterschollen beobachtet. Sie entstehen als feine basophile Granula hauptsächlich in der Nähe der Zellmembran. Später nehmen sie an Größe zu und schließen sich im reifen Ei zu einer homogenen Masse zusammen. In diese sind runde, optisch leere Vakuolen eingebettet, welche durch Kanäle miteinander verbunden sind. Nur am Rande der Zelle ist spärliches Zytoplasma sichtbar. Die Termiteneier gelten allgemein als extrem plasmaarm (STRIEBEL 1960). Die Verschmelzung der Dotterschollen dürfte ein Fixierungsartefakt darstellen. Bei der Betrachtung frisch abgelegter Eier unter Paraffinöl erscheint der Dotter nach TUCKENBRODT (1964) aus voneinander abgegrenzten Körpern zusammengesetzt.

Die Dotterbildung wird von starkem Wachstum des Oocyten begleitet. Dadurch wird die Follikelhaut, welche keine weiteren Zellteilungen eingeht, zu einem Plattenepithel gedehnt. Bei den zweikernigen Zellen kommen die Kerne nun nebeneinander zu liegen (Abb. 18). Mit der Bildung des Chorions wird die Eireifung abgeschlossen. Dieses wurde von STRIEBEL (1960) beschrieben. Es ist zweischichtig und weist Mikropylen verschiedener Anzahl auf. Anschließend verschwinden im Plasma des Follikelepithels die Vakuolen, welche während der ganzen Vitellogenese zu beobachten waren. Das Follikelsäckchen degenerierte nach der Eiablage im Ovariolenstiel als «Corpus luteum» (AHRENS 1935b). Die angrenzende Tunica propria ist infolge ihrer Entspannung gefäl-

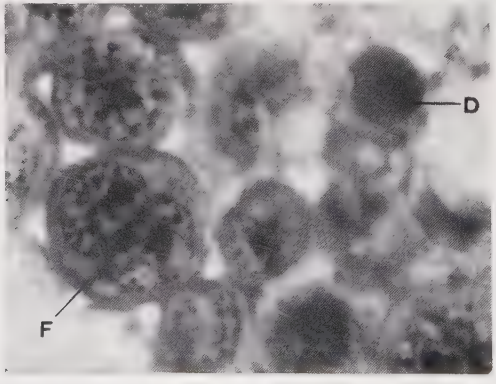


Abb. 18. Oocyte eines weiblichen Geschlechtstiers, 15 Tage nach Koloniegründung. Peripher geschnitten. Das Follikelepithel ist beinahe tangential getroffen. Fortgeschrittenes Vitellogenesestadium. Das Chorion ist noch nicht gebildet. D = Dotterscholle, F = Zweikernige Follikelzelle mit Vakuolen.

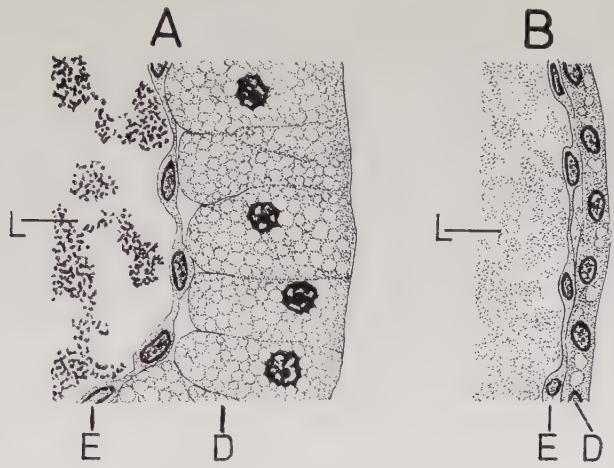


Abb. 19. Tubuli der Anhangsdrüse eines weiblichen Geschlechtstiers, nach Beginn der Legetätigkeit. A: in den kaudalen Ausfuhrgang mündender Tubulus. B: in den rostralen Ausfuhrgang mündender Tubulus. D = Drüsenepithel, E = Epithelzellen, L = Lumen mit Sekret.

telt. Follikelepithel abgelegter und resorbierter Eizellen lassen sich anhand der Kernformen gut voneinander unterscheiden.

Die Tubuli der Anhangsdrüse erlangen ungefähr zur Zeit der ersten Eiablage ihre endgültige histologische Differenzierung (Abb. 19). Sie bestehen beim geschlechtlich tätigen Weibchen aus einem einschichtigen Drüsenepithel, welches vom Lumen durch ein Plattenepithel getrennt wird. Die Drüsenzellen der in den rostralen Ausfuhrgang mündenden Tubuli sind kubisch bis plattenförmig. Ihr Plasma enthält wenige zerstreut liegende Vakuolen. In ihrem Lumen befindet sich feinkörniges Sekret. Diejenigen Tubuli, welche in den kaudalen Gang eingehen, weisen zylinderförmige Drüsenzellen auf, deren Plasma von Vakuolen dicht durchsetzt ist. Ihr Sekret ist grobkörnig.

Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates ist mit der Aufnahme der Legetätigkeit abgeschlossen. Eine starke Hypertrophie des Abdomens, wie sie die älteren Königinnen der höheren Termiten infolge eines starken Gonaden-Wachstums zeigen, tritt bei *K. flavicollis* wegen der beschränkten Anzahl der Ovariolen nicht auf. Das Abdomen älterer Weibchen schwillt nur geringfügig an, bei Geschlechtstieren aus natürlichen Kolonien etwas stärker als bei den im Labor gehaltenen. Dieser Unterschied scheint mit der ungleichen Aktivität der Gonaden zusammenzuhängen (vgl. S. 43), welche sich auch auf histologischen Präparaten nachweisen läßt: Bei weiblichen Geschlechtstieren, welche aus den Laborzuchten stammen, gehen nur die in den Ovariolen

zuunterst liegenden Oocyten die Vitellogenese ein. Die Eiröhren von Königinnen aus natürlichen Kolonien jedoch weisen meist Reihen von mehreren reifen Eiern auf.

Männchen

Die Keimdrüsen der männlichen Geschlechtstiere haben während der physiologischen Reife eine deutliche Aktivitätssteigerung gezeigt und ihre Produkte zum Teil in die Vesiculae seminales abgegeben. Nach der Paarbildung entleeren sie sich weiter, und der Spermiengehalt der Vesiculae nimmt entsprechend zu. Zur Zeit der Begattung sind die Hodenkelche kollabiert und weisen nur noch wenige Geschlechtszellen auf.

Kurz vor der Kopulation differenzieren sich die Vesiculae seminales weiter aus. Die vorher länglichen oder kubischen Kerne ihres Epithels

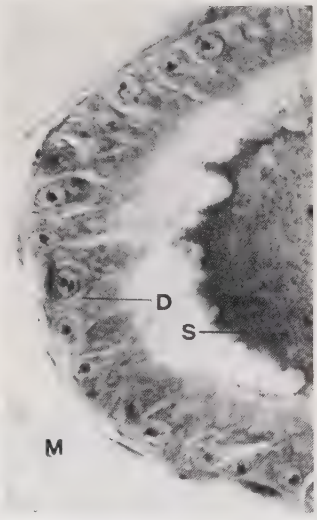


Abb. 20. Vesicula seminalis eines älteren männlichen Geschlechtstiers (ein Jahr nach Koloniegründung). D = Drüsenepithel, M = Muskularis, S = Sekret.

runden sich ab (Abb. 20). Sie liegen der Basalmembran auf. Das Zytoplasma wird stark basophil und gibt Sekrettröpfchen ab. Diese fließen zu einer Masse zusammen, welche die Geschlechtszellen umschließt. Die Vesiculae geben ihren Inhalt bei der Begattung zum größten Teil ab.

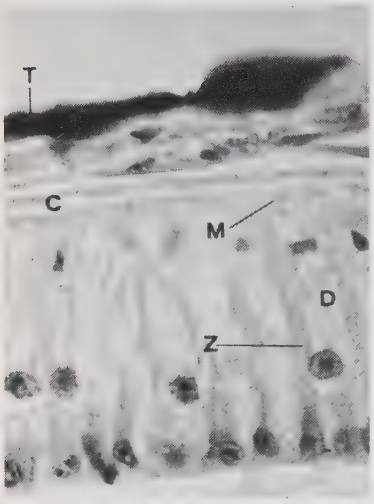
Beim älteren Geschlechtstier sind die Hodenkelche meist wieder angeschwollen und reichlich mit Spermien gefüllt. Im Sekret der Vesiculae seminales sind jedoch nur wenige Spermien eingeschlossen. Die

Hodenkelche scheinen somit bei *K. flavicollis* der Spermienspeicherung zu dienen. SPRINGHETTI & ODDONE (1964) schreiben diese Funktion den Vesiculae seminales zu.

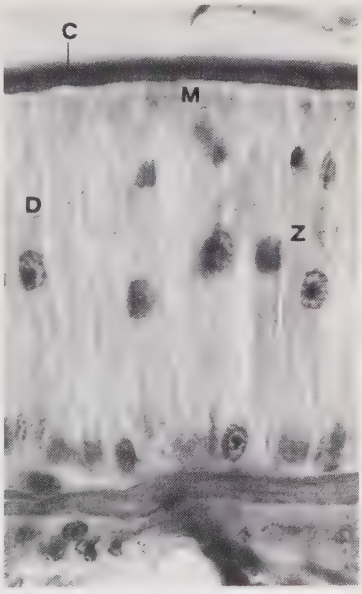
C. Zur Geschlechterfindung nach dem Schwarmflug

1. Die Tergaldrüse

Bei den geflügelten Imagines von *K. flavicolles* werden das Vorderende des neunten und zehnten Abdominaltergiten je von einer kissenförmigen Hautdrüse unterlagert (GEIGY & WALL 1968; NOIROT 1969; WALL 1969), für welche von GEIGY & WALL die Bezeichnung Tergaldrüse eingeführt wurde. Sie setzt sich aus verschiedenen Zelltypen zusammen (Abb. 21, 22). Langgestreckte Zwischenzellen enden unter der Cuticula mit einem Bürstensaum. Ihre rundlichen Kerne sitzen der Basalmembran auf. Dazwischen liegen Drüsenzellen. Sie erstrecken sich von der Basalmembran bis in die Nähe der Cuticula, von welcher sie



21



22

Abb. 21. Tergaldrüse eines physiologisch reifen weiblichen Geschlechtstiers, längs geschnitten. C = Cuticula (neunter Abdominaltergit), D = Drüsenzelle, M = Mikrovilli, T = neunter Abdominaltergit, Z = Zwischenzelle.

Abb. 22. Tergaldrüse eines physiologisch reifen männlichen Geschlechtstiers. C = Cuticula (zehnter Abdominaltergit), D = Drüsenzelle, M = Mikrovilli, Z = Zwischenzelle.

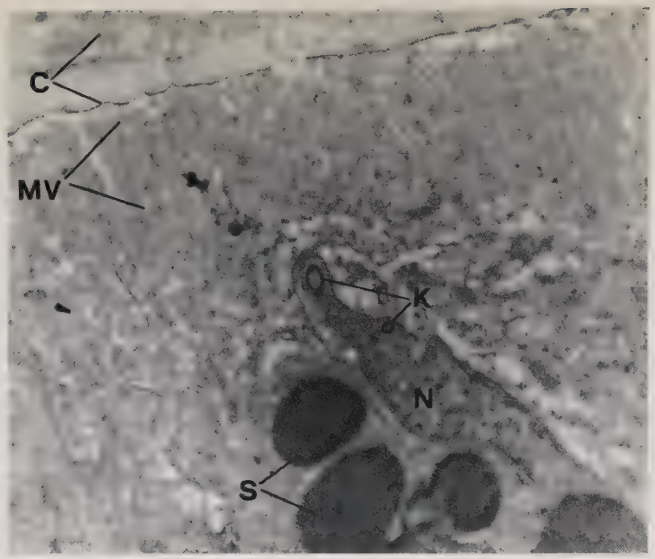


*Abb. 23**. Tergaldrüse eines geflügelten Weibchens. Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergrößerung × 6500. K = Kanälchen, MV = Mikrovilli, N = Kern einer Kanälchen enthaltenden Zelle.

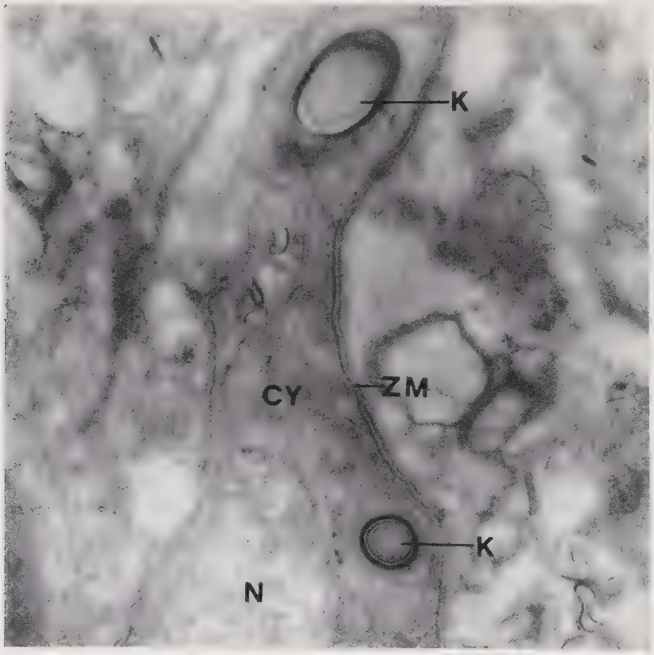


*Abb. 24**. Kanälchen enthaltende Zelle in der Tergaldrüse eines geflügelten Weibchens. Ausschnitt aus Abb. 23, Vergrößerung × 32 600. CY = Zytoplasma, K = Kanälchen, N = Zellkern, ZM = Zellmembran.

* Abbildung 23 und 24 wurden im Labor von Herrn Dr. Hecker, Schweizerisches Tropeninstitut, hergestellt. Fixierung: Glutaraldehyd/OsO_4. Kontrastierung: Uranylacetat/$VOSO_4$.

durch die Mikrovilli der angrenzenden Zwischenzellen getrennt werden. Ihre Kerne sind von der Basalmembran abgerückt. Das Plasma der Drüsenzellen weist Vakuolen auf, welche Lipoide zu enthalten scheinen. Sie färben sich mit Sudan-Schwarz B stark an. Auch das elektronenoptische Aussehen weist auf ihren Lipoidcharakter hin (Abb. 23). Die Drüsenzellen sind geschlechtsspezifisch ausgebildet. Beim Männchen sind sie schmäler als beim Weibchen und enthalten weniger Vakuolen. Ein dritter Zelltyp ist im lichtmikroskopischen Bild nur durch kleine, in der Nähe des Bürstensaums liegende Kerne vertreten. Die zugehörigen Zellen enthalten anscheinend ein elektronenoptisch darstellbares cuticuläres Kanälchensystem, welches die Drüse durchzieht (Abb. 23, 24). Dessen Lumen enthält meist eine homogene Masse. In der über der Tergaldrüse liegenden tergitalen Cuticula finden sich Kanälchen von gleichem Aussehen. Es ist anzunehmen, daß sie mit den in der Drüse befindlichen Gängen kommunizieren und mit diesen zusammen den Ausfuhrweg des Sekretes bilden. Die über der Tergaldrüse befindliche Cuticula ist unpigmentiert und besteht hauptsächlich aus Mesocuticula, wie aus ihrem Verhalten bei der Azanfärbung geschlossen werden kann, während die übrige tergitale Cuticula des Abdomens schwarzbraun gefärbt und weitgehend sklerotisiert ist.

Die Tergaldrüse ist bei den Larven und Nymphen noch nicht ausgebildet. Sie differenziert sich während der ersten drei Wochen nach der Häutung zum Geschlechtstier. Später wird sie wieder reduziert. Die Rückbildung wurde bei den im Labor gehaltenen Pärchen etwa zur Zeit der ersten Eiablage beobachtet. Die Kerne der Zwischenzellen rücken dabei von der Basalmembran ab, die Höhe des Organs verringert sich, und das Plasma der Drüsenzellen nimmt eine grobwabige Struktur an. Die Mikrovilli werden kürzer; bei manchen Tieren, besonders bei Weibchen, scheinen sie völlig zu verschwinden. Dieser Vorgang ist jedoch reversibel: Werden die Geschlechtspartner voneinander isoliert, so bildet sich die Tergaldrüse des Weibchens innerhalb einiger Wochen wieder voll aus. Manchmal wurde diese Erscheinung auch beim Männchen beobachtet.

Die Tergaldrüse ist wahrscheinlich den ähnlich gebauten tergitalen Drüsenfeldern der schwärmenden Weibchen von *Syntermes dirus* homolog, deren Sekret auf die Männchen anziehend wirken soll (Barth 1955). Die Lage der Tergaldrüse von *K. flavicollis,* die Zeit ihres Auftretens sowie ihre geschlechtsspezifische Ausprägung lassen vermuten, daß auch sie der geschlechtlichen Attraktion während der Koloniegründung dient. Eine solche Funktion könnte auch die bei allen untersuchten Termiten auftretende Sternaldrüse ausüben. Wie Luescher & Mueller (1960) nachwiesen, kann sie Spurpheromone abgeben. Die schwärmenden Imagines weisen besonders stark entwickelte Sternaldrüsen auf (Noirot & Noirot-Timothée 1965).

2. Versuche zur Geschlechterfindung

Zur Abklärung der Bedeutung der abdominalen Hautdrüsen von *K. flavicollis* wurden im Herbst 1968 in Banyuls-sur-Mer verschiedene Organe von frisch gefangenen Gelbhalstermiten auf ihre attraktive Wirkung untersucht. Über diese Experimente liegt schon eine kurze Veröffentlichung vor (WALL 1969). Es wurden Versuchstiere einzeln in Petri-Schalen gegeben, deren Boden mit Filterpapier ausgelegt war. Auf diesem waren vier kreisförmig angeordnete Marken angebracht. Die Versuchstiere wurden mit den zu prüfenden Präparaten jeweils 30 Sekunden lang so über das Filterpapier gelockt, daß sie in positivem Drehsinn aufeinanderfolgende Marken nacheinander passierten. Die Anzahl der in dieser Reihenfolge erzielten Passagen ergab ein Maß für die Anziehung, welche das angebotene Präparat auf das betreffende Tier ausübte.

Für eine Versuchsserie wurden jeweils eine Larve sowie ein männliches und ein weibliches physiologisch reifes Geschlechtstier als Versuchstiere verwendet. Es wurden nur Geschlechtstiere genommen, welche zuvor bei einem Tandem beobachtet worden waren; bei diesen konnte angenommen werden, daß sie auf geschlechtliche Lockstoffe reagierten. Aus einem andern männlichen und weiblichen Geschlechtstier wurden folgende Organe herauspräpariert und je in einem Wassertropfen aufbewahrt: Tergaldrüse, Sternaldrüse, übriges abdominales Integument und Verdauungstrakt (Versuch A). Nun wurde eines dieser acht Präparate mit Hilfe von Zufallszahlen ausgewählt und, an einem Hölzchen zerrieben, einem der drei Versuchstiere, welches ebenfalls durch Zufall bestimmt worden war, angeboten. Die Anzahl der erzielten Passagen wurde notiert. Anschließend wurden das zweite und das dritte Versuchstier getestet. Die drei Einzelversuche wurden noch zweimal wiederholt, wobei die Reihenfolge der drei Versuchstiere durch Wahl von neuen Zufallszahlen geändert wurde. Nach diesen insgesamt neun Einzelversuchen wurde das nächste Präparat angeboten. Als Kontrolle diente ein unpräpariertes Hölzchen. Nachdem sämtliche Präparate auf diese Weise verwendet worden waren, wurden Filterpapier und Versuchstiere gewechselt und ein neuer Satz von acht Präparaten herausseziert und getestet. Es wurden zwölf solcher Versuchsserien durchgeführt. In sieben entsprechenden Versuchsserien wurde die attraktive Wirkung folgender Organe verglichen: Tergal- und Sternaldrüsen geflügelter Männchen und Weibchen sowie Sternaldrüsen und letzte beide Abdominaltergite (= präsumptive Tergaldrüse) von Larven (Versuch B).

Die Resultate wurden mit einem Rangfolgentest ausgewertet. Tergal- und Sternaldrüsen der geflügelten Weibchen sowie die Tergaldrüsen der geflügelten Männchen übten auf Geschlechtstiere und Lar-

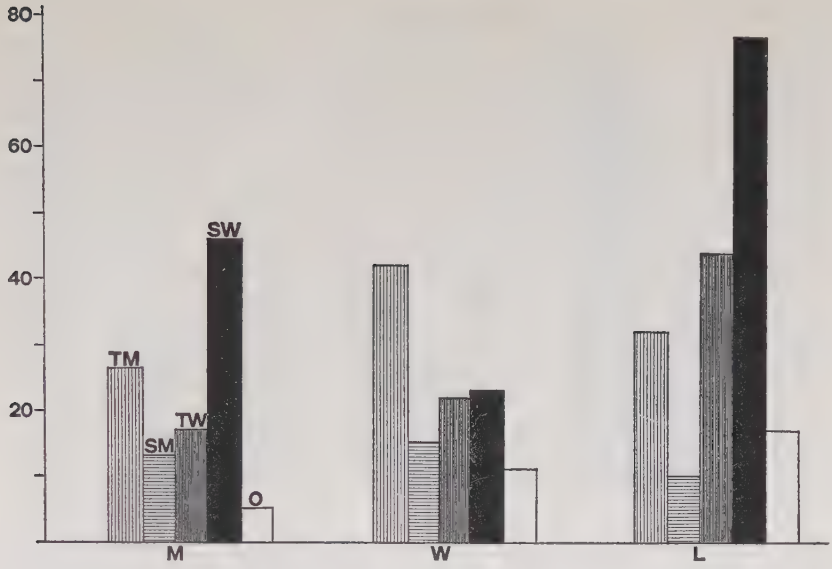


Abb. 25. Resultate der Versuche A und B. Auf der Ordinate ist die Anzahl der erfolgten Passagen aufgetragen. Unter der Abszisse sind die Versuchstiere bezeichnet, über den Säulen die Präparate. M = männliche physiologisch reife Geschlechtstiere, W = weibliche physiologisch reife Geschlechtstiere, L = Larven. TM = männliche Tergaldrüse, SM = männliche Sternaldrüse, TW = weibliche Tergaldrüse, SW = weibliche Sternaldrüse, O = Kontrolle. Die aus den übrigen verwendeten Präparaten gewonnenen Werte sind nicht eingetragen; sie streuen eng um die Kontrollwerte.

ven eine signifikante Anziehung aus ($2\,\alpha < 0{,}05$), welche im Falle der männlichen Tergaldrüse und der weiblichen Sternaldrüse leicht geschlechtsspezifisch war (Abb. 25). Die übrigen Präparate zeigten, verglichen mit der Kontrolle, keine attraktive Wirkung.

Um zu untersuchen, ob mit der histologischen Rückbildung der Tergal- und Sternaldrüse beim älteren Geschlechtstier auch ein Nachlassen ihrer anziehenden Wirkung einhergeht, wurden sieben weitere Versuchsserien durchgeführt (Versuch C). Es wurden folgende Organe getestet: Tergal- und Sternaldrüsen von physiologisch reifen Geschlechtstieren, von Geschlechtstieren, welche sechs Wochen zuvor paarweise zusammengesetzt worden waren und von älteren Geschlechtstieren (ein Jahr nach Koloniegründung). Es wurden männliche und weibliche Organe verwendet. Aus Materialgründen wurde nur ihre Wirkung auf Larven untersucht; in den vorhergehenden Versuchen A und B hatte sich gezeigt, daß diese ebenfalls durch die abdominalen Hautdrüsen der geflügelten Geschlechtstiere angezogen werden. Die zwölf

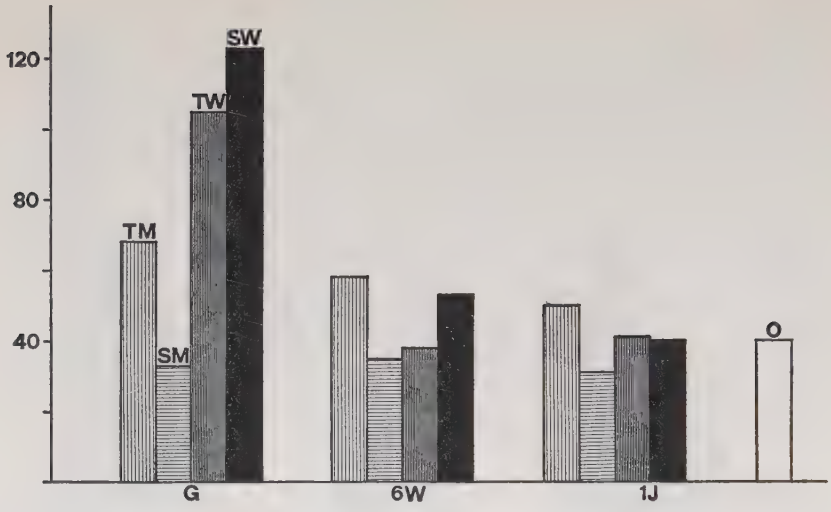


Abb. 26. Resultate des Versuchs C. Auf der Ordinate ist die Anzahl der erfolgten Passagen aufgetragen. Als Versuchstiere dienten Larven. Über den Säulen sind die verwendeten Organe bezeichnet, unter der Abszisse die Tiere, welchen die Organe entnommen wurden. TM = männliche Tergaldrüse, SM = männliche Sternaldrüse, TW = weibliche Tergaldrüse, SW = weibliche Sternaldrüse, O = Kontrolle. G = physiologisch reife Geschlechtstiere, 6W = Geschlechtstiere sechs Wochen nach Paarbildung, 1J = Geschlechtstiere ein Jahr nach Paarbildung.

Hautdrüsen und ein unpräpariertes Holzstäbchen wurden in einer Versuchsserie jeweils zwanzig Tieren angeboten. Die mit den Hautdrüsen der geflügelten Geschlechtstiere erzielten Resultate stimmten mit den Ergebnissen der Versuche A und B überein. Die Drüsen der älteren Geschlechtstiere zeigten keine attraktive Wirkung mehr (Abb. 25).

Die Annahme, daß die Tergal- und Sternaldrüse bei der Geschlechterfindung eine Rolle spielen, wurde auch durch Beobachtungen an entflügelten Geschlechtstieren unterstützt. Während des Tandems betastet das Männchen mit seinen Antennen das Abdomen des Weibchens und beleckt gleichzeitig mit den Maxillarpapillen dessen letzte Abdominaltergite. Wird das Männchen vorsichtig entfernt, so nimmt das Weibchen oft eine deutliche Lockstellung ein: Das Abdomen wird nach oben gekrümmt und die Tergaldrüse wird entblößt, so daß ihre unpigmentierte Cuticula sichtbar wird. Die Krümmung des Abdomens wird auch bei andern Termiten-Arten beobachtet; anscheinend dient sie dem Freilegen der Sternaldrüse. Die Imagines berühren während des Tandems den Boden nicht mit dem Abdomen, sie verwenden das Sternaldrüsensekret zu dieser Zeit also nicht als Spurpheromon.

VII. Diskussion

Die Embryonalentwicklung der Geschlechtsorgane ist bei den Termiten wenig bearbeitet worden. Nur in den Untersuchungen von STRINDBERG (1913) an *Eutermes rippertii* (?) (heute *Nasutitermes*) und von TÓTH (1943) an *K. flavicollis* wird auf sie kurz eingegangen. Beide Autoren geben an, daß die Geschlechtszellen erst nach der Bildung der Coelomsäckchen sichtbar werden. Damit stimmen die vorliegenden Beobachtungen überein. In andern Punkten weichen meine Ergebnisse von denjenigen der angeführten Autoren ab. STRINDBERG und TÓTH weisen darauf hin, daß bei den Embryonen der von ihnen untersuchten Arten keine Gabelungen der Geschlechtsstränge auftreten. Bei *K. flavicollis* ist vor der geschlechtlichen Differenzierung die Verzweigung der Gonoduktanlagen in einen männlichen und einen weiblichen Strang sowie eine zusätzliche Verbindung zum achten Abdominalsterniten jedoch eindeutig festzustellen. Auch die Befunde von STRINDBERG bezüglich der Termitide *Nasutitermes rippertii* würden einer Nachprüfung wahrscheinlich nicht standhalten. NOIROT (1955, 1958) fand bei jungen Larven mehrerer Termitidenarten, darunter *Nasutitermes maculiventris,* kurze von den Gonodukten ausgehende Filamente, welche anscheinend Überreste einer andersgeschlechtigen Ausfuhrganganlage darstellen. Sie werden im Laufe der weiteren Differenzierung abgebaut. Bei den primitiven Termiten werden keine entsprechenden Beobachtungen referiert. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß der Geschlechtsapparat bei diesen Formen zur Zeit des Schlüpfens vergleichsweise weit entwickelt ist (NOIROT 1958). Dementsprechend könnte eine bisexuelle Anlage der mesodermalen Gonodukte, wie sie im Falle von *K. flavicollis* gefunden wurde, auch bei den ursprünglichen Termiten die Norm darstellen. Ähnliche Verhältnisse wurden bei Orthopteroideen und Blattoideen gefunden (WHEELER 1893; HEYMONS 1895; HEBERDEY 1931).

Bei der Betrachtung der embryonalen Gonadenanlagen fällt vor allem die segmentale Entstehungsweise der Ovariolen auf, welche deren Anzahl beschränkt. Nach WEESNER (1969) und andern Autoren läßt sich in der Evolution der Termiten eine Zunahme der Eiröhrenzahl feststellen. Die Ovarien der Königinnen höherer Termiten (Termitiden) können mehrere Tausend Ovariolen aufweisen. Dementsprechend zeigen sie bei den Termitiden einen anderen Entwicklungsmodus. Die Urkeimzellen junger Termitiden-Larven bilden beidseitig ein ungegliedertes Band, welches der Geschlechtsleiste aufliegt. Später richten sie sich zu zahlreichen hintereinanderliegenden Zellsäulen aus. Diese stellen die Anlagen der Ovariolen dar. Der Differenzierungsprozeß, welcher in keiner Beziehung zur Metamerie des Körpers steht, beginnt am kaudalen Ende der Geschlechtsanlage (NOIROT 1955). Bei der schwärmenden Imago sind die vordersten Ovariolen noch klein, sie

werden sich erst während der Legetätigkeit ausdifferenzieren (WEESNER 1955). Es wird so eine Vermehrung der Ovariolen, wie sie GRASSÉ (1949) annahm, vorgetäuscht. Der Vergleich mit den Verhältnissen bei *K. flavicollis* führt zur Vermutung, daß die enorme Fruchtbarkeit der höheren Termiten und damit auch die große Individuenzahl ihrer Kolonien durch die Abkehr von einer ursprünglichen segmentalen Entstehung der Eiröhren ermöglicht worden ist. Diese Vorstellung muß nach weiteren Untersuchungen vielleicht modifiziert werden. Auch in der primitiven Familie der Kalotermitiden finden sich Arten, bei welchen die Anzahl der Ovariolen diejenigen der Abdominalsegmente übersteigt. Bei diesen Formen kann somit eine segmentale Anlage der Eiröhren ausgeschlossen werden.

Den Arbeiten von IMMS (1919), GEYER (1951) und NOIROT (1955) ist zu entnehmen, daß die Geschlechtsorgane der Larven bei den primitiven Termiten weiter entwickelt sind als bei den Termitiden. Dieser Unterschied, welcher, wie oben erwähnt, schon zur Zeit des Schlüpfens sichtbar ist, scheint mit Verschiedenheiten der Kastenbildung zusammenzuhängen. Die Termitiden weisen einen ausgeprägteren Polymorphismus auf als die ursprünglicheren Gruppen. Ein fortgeschrittener Entwicklungszustand der larvalen Genitalorgane, wie er bei *K. flavicollis* und anderen Vertretern der primitiveren Familien gefunden wurde, läßt sich als Ausdruck des weniger differenzierten Polymorphismus deuten, gehört doch die unterschiedliche Ausbildung des Fortpflanzungsapparates zu den wesentlichsten Unterschieden zwischen sterilen Formen und Geschlechts- resp. Ersatzgeschlechtstieren. Immerhin sind die Geschlechtsorgane der Larven von *K. flavicollis* primär weniger weit entwickelt, als es aufgrund früherer Arbeiten, besonders von SPRINGHETTI (1966), anzunehmen war. Dies ergab sich in den vorliegenden Untersuchungen aus dem Vergleich von im Labor entstandenen Larven mit solchen aus natürlichen Kolonien. Da in den Laborzuchten keine Nymphen auftraten, konnte für die ihnen entnommenen Larven die Möglichkeit vorausgegangener Regressionshäutungen ausgeschlossen werden. Diese Pseudergaten zeigten weniger weit entwickelte Geschlechtsorgane als die in der Natur gesammelten. Es kann demnach angenommen werden, daß sich der Fortpflanzungsapparat während der Regressionshäutungen nicht oder nur geringfügig zurückentwickelt. Diese Möglichkeit wurde auch von SPRINGHETTI (1966) diskutiert.

Über die Steuerung der Legetätigkeit ist bei den Termiten noch nichts bekannt. Den angeführten Beobachtungen zufolge spielt beim älteren Weibchen die Anwesenheit des Geschlechtspartners eine wichtige Rolle. Nach dessen Entfernung wurden jeweils höchstens drei Eier abgelegt. Für eine Beeinflussung des endokrinen Systems des Weibchens durch die Anwesenheit des Männchens spricht auch die Tat-

sache, daß sich die rückgebildete weibliche Tergaldrüse nach der Trennung der Geschlechtspartner wieder entwickelt. Welcher Art die Einwirkung des Männchens ist, kann aus den vorliegenden Versuchen nicht geschlossen werden. Möglicherweise stellt die Kopulation den wesentlichen Faktor dar. Diese wird nach TUCKENBRODT (1964) bei *K. flavicollis* jeweils nach Ablage von zwei bis drei Eiern wiederholt. Die Spermathek enthält meist auch nach mehrmonatiger Trennung der Geschlechtspartner eine große Menge anscheinend morphologisch intakter Spermien. Die drüsige Beschaffenheit der Spermathek läßt vermuten, daß die Spermien in ihr längere Zeit überleben können. Die Vitellogenese könnte demnach durch Substanzen der Spermienflüssigkeit, welche durch die Wand der Vesiculae seminales abgeschieden wird, ausgelöst werden, wie dies bei mehreren Insekten nachgewiesen wurde (MERLE 1968; PICKFORD, EWEN & GILLOT 1968). Die Häufigkeit der Begattung scheint bei den Termiten unterschiedlich zu sein. HEATH (1903) beobachtete bei einem Pärchen von *Zootermopsis angusticollis* innerhalb eines Jahres zwölf Kopulationen. Bei *Reticulitermes hesperus* findet nach WEESNER (1956) die zweite Begattung frühestens sechs Monate nach der Koloniegründung statt.

Über die Paarbildung und das Tandemverhalten der Termiten liegen viele Beobachtungen vor. EMERSON (1933, 1949), BUCHLI (1950), LUESCHER (1951) und STUART (1969) nehmen an, daß bei der Geschlechterfindung chemische Reize eine Rolle spielen. Die vorliegenden Untersuchungen an *K. flavicollis* weisen darauf hin, daß die weibliche Tergal- und Sternaldrüse sowie die männliche Tergaldrüse der physiologisch reifen Geschlechtstiere attraktive Substanzen absondern. Die geringe Spezifität der Lockstoffe fällt auf; sowohl Geschlechtstiere als auch Larven werden von den abdominalen Hautdrüsen angezogen, und die attraktive Wirkung ist nur wenig geschlechtsspezifisch. Mit diesen Befunden läßt sich das Tandemverhalten von *K. flavicollis* in Zusammenhang bringen. Meist wird das Männchen vom Weibchen geführt. Oft wird jedoch auch die umgekehrte Reihenfolge beobachtet. Daneben kommen auch gleichgeschlechtige Tandems sowie Ketten von mehreren aufeinanderfolgenden Geschlechtstieren vor (ERNST 1952). Ähnliche Verhältnisse finden sich nach LUESCHER (1951) auch bei andern Kalotermitiden-Arten. Der Autor gibt an, daß bei dieser Familie das Hinterende des Abdomens bei beiden Geschlechtern eine attraktive Wirkung ausübt. Entsprechend wurden bei Männchen und Weibchen der daraufhin untersuchten Kalotermitiden Tergaldrüsen gefunden. Dies ist der Fall bei *Neotermes castaneus, Neotermes jouteli* (NOIROT 1969), *K. flavicollis* (GEIGY & WALL 1968) sowie bei *Cryptotermes brevis* (eigene Untersuchungen).

Das Tandem der Termitiden zeigt einen einheitlicheren Ablauf. Bei ihnen wird immer ein Weibchen von einem Männchen gefolgt

(LUESCHER 1951). Nach BARTH (1955) und NOIROT (1969) treten bei dieser Familie Tergaldrüsen entweder nur beim Weibchen auf, oder sie fehlen bei beiden Geschlechtern. Die Tergaldrüse der Termitide *Syntermes dirus* wirkt auf das Männchen attraktiv (BARTH 1955). Die Vermutung liegt nahe, daß die hohe Geschlechtsspezifität des Tandems bei den Termitiden mit dem Fehlen der männlichen Tergaldrüse zusammenhängt. Auf diese Weise lassen sich allerdings die von BUCHLI (1950) referierten gleichgeschlechtigen Tandems bei der Rhinotermitide *Reticulitermes lucifugus* nicht erklären. NOIROT (1969) fand bei dieser Art keine Tergaldrüsen. Zweifellos beeinflußt auch die Geschlechtsspezifität des Verhaltens den Ablauf des Tandems. Männchen und Weibchen der Kalotermitiden begeben sich nach Flügelabwurf auf die Partnersuche. Bei den Termitiden verhält sich das Weibchen jedoch meist passiv; es nimmt eine Lockstellung ein und wird vom Männchen aufgesucht.

Literatur

AHRENS, W. (1935a). Monographie des weiblichen Geschlechtsapparates der Termiten (nach Untersuchungen an *Termes redemanni*). – Jena. Z. Natw. *70,* 223–302.

AHRENS, W. (1935b). Die Entwicklung des «Corpus luteum» bei Insekten (nach Untersuchungen an *Termes redemanni*). – Z. mikr.-anat. Forsch. Leipzig *37,* 467–500.

BANERJEE, B. (1964). Cytogenesis in the ovarioles of *Odontotermes redemanni* (Wasmann). – Cellule *64,* (2), 225–233.

BARTH, R. (1955). Über die tergitalen Drüsenfelder von *Syntermes dirus* (Isoptera). – Rev. Brasil. Biol. *15,* (3), 257–263.

BATHELLIER, J. (1927). Contribution à l'étude systématique et biologique des termites de l'Indochine. – Faune Colon. Franc. *1,* 125–365.

BECKER, G. (1952). Beobachtungen der Kopulation bei *Calotermes flavicollis*. – Zool. Anz. *148,* 270–273.

BUCHLI, H. (1950). Recherche sur la fondation et le développement des nouvelles colonies chez le termite lucifuge (*Reticulitermes lucifugus* R.). – Physiol. Comp. Oekol. *2,* (2), 145–160.

EMERSON, A. E. (1933). The mechanism of tandem behavior following the colonizing flight of termites. – Anat. Record *57,* 61 (Abstr.).

EMERSON, A. E. (1949). The organization of insect societies. In: Principles of Animal Ecology. – Philadelphia: Saunders.

ERNST, E. (1952). Vom «Liebesspaziergang» der Termiten. – Leben und Umwelt, (8), 257–259.

GABÉ, M. & NOIROT, C. (1961). Données histochimiques sur l'oogénèse chez les termites. – Bull. Biol. Fr. Belg. *95,* (3), 411–427.

GEIGY, R. & WALL, M. (1968). Über eine Tergaldrüse bei der Termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.). – Acta trop. *25,* (3), 271–272.

GEYER, J. W. C. (1951). The reproductive organs of certain termites, with notes on the hermaphrodites of Neotermes. – Union South Africa Dept. Agric., Ent. Mem. *2,* 233–325.

GRASSÉ, P. P. (1942). L'essaimage des termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. – Bull. Biol. Fr. Belg. *76,* 347–382.

Grassé, P. P. (1949). Ordre des Isopteres ou Termites. In: Traité de Zoologie *9.* – Paris: Masson et Cie.

Grassé, P. P. & Noirot, C. (1946). La production des sexués néoténiques chez le termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.): inhibition germinale et inhibition somatique. – C. R. Acad. Sci., Paris *223,* (21), 869–871.

Grassé, P. P. & Noirot, C. (1958). La société de *Calotermes flavicollis* (insecte isoptère) de sa fondation au premier essaimage. – C. R. Acad. Sci., Paris *246,* (12), 1789–1795.

Grassé, P. P. & Noirot, C. (1960). L'isolement chez le termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fab.) et ses conséquences. – Insectes sociaux *7,* (4), 323–331.

Heath, H. (1903). The habits of California termites. – Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hole *4,* (2), 44; 47–63.

Heberdey, R. F. (1931). Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausfuhrwege der Insekten. – Z. Morph. Oek. Tiere *22,* (1), 416–587.

Heymons, R. (1892). Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica* L. – Z. wiss. Zool. *53,* (3), 434–536.

Heymons, R. (1895). Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. – Jena: Gustav Fischer.

Imms, A. D. (1919). On the structure and biology of Archotermopsis, together with descriptions of new species of intestinal Protozoa and general observations on the isoptera. – Philos. Trans. Roy. Soc., ser. B. *209,* 75–180.

Isetta, A. M. (1967). Ricerche sulla capacità dei reali di «*Kalotermes flavicollis*» Fabr. di fondare nuovi nidi. – Bol. Ist. Patol. Libro *26,* (1/2), 55–69.

Jucci, C. (1924). Sulla differenziazione delle caste nella società dei termitidi. – Atti Accad. Lincei, Mem. fis. *14,* 269–500.

Lebrun, D. (1967). La détermination des castes du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.). – Bull. Biol. Fr. Belg. *101,* 139–217.

Luescher, M. (1951). Beobachtungen über die Koloniegründung bei verschiedenen afrikanischen Termitenarten. – Acta trop. *8,* 36–43.

Luescher, M. (1952). Untersuchungen über das individuelle Wachstum bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. – Biol. Zentralbl. *71,* (9/10), 529–543.

Luescher, M. & Mueller, B. (1960). Ein spurbildendes Sekret bei Termiten. – Naturwissenschaften *47,* (21), 503.

Luescher, M. (1963). Functions of the corpora allata in the development of termites. – Proc. XVI Internat. Congr. Zool., Washington *4,* 244–250.

Merle, J. (1968). Fonctionnement ovarien et réceptivité sexuelle de *Drosophila melanogaster* après implantation de fragments de l'appareil génital mâle. – J. Insect Physiol. *14,* 1159–1168.

Noirot, C. (1955). Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). – Ann. Sci. Nat., Zool. (11e) *17,* 399–595.

Noirot, C. (1958). Sur l'apparition des gonoductes hétérologues au cours du développement des Termites, des Blattes et des Orthoptères. – Proc. X Internat. Congr. Ent., Montreal 1956, *1,* 557–559.

Noirot, C. (1969). Glands and Secretions. In: Biology of Termites; ed. by K. Krishna & F. M. Weesner. – New York and London: Academic Press.

Noirot, C. & Noirot-Timothée, C. (1965). La glande sternale dans l'évolution des termites. – Insectes sociaux *12,* (3), 265–272.

Nutting, W. L. (1969). Flight and Colony Foundation. In: Biology of Termites; ed. by K. Krishna & F. M. Weesner. – New York and London: Academic Press.

Pickford, R., Ewen, A. B. & Gillot, C. (1968). Male accessory gland substance:

an egg-laying stimulant in *Melanoplus sanguinipes* (F.) (Orthoptera: Acrididae). – Canad. J. Zool. *47,* 1199–1203.

Raven, C. P. (1961). Oogenesis: The storage of developmental information. – Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press.

Springhetti, A. (1966). Il problema della sterilità nei soldati maschi di *Kalotermes flavicollis* (Fabr.). – Sym. Gen. Biol. Ital. *13,* 271–280.

Springhetti, A. & Oddone, P. (1963a). Functionalità dell'apparato genitale maschile in caste diverse di alcune termiti primitive. – Sym. Gen. Biol. Ital. *11,* 311–334.

Springhetti, A. & Oddone, P. (1963b). Sugli organi genitali maschili delle Rhinotermitidae (Isoptera). – Insectes sociaux *10,* (2), 143–152.

Springhetti, A. & Oddone, P. (1964). Sull'apparato genitale maschile delle Kalotermitidae e delle Termopsidae (Isoptera). – Sym. Gen. Biol. Ital. *13,* 146–156.

Stella, E. (1938). Ricerche citologiche sui neutri e sui riproduttori delle termiti Italiane *(Calotermes flavicollis* e *Reticulitermes lucifugus).* – Atti Accad. Lincei, ser. 6, Mem. fis. *7,* (1), 3–31.

Striebel, H. (1960). Zur Embryonalentwicklung der Termiten. – Acta trop. *17,* (3), 193–260.

Strindberg, H. (1913). Embryologische Studien an Insekten. – Z. wiss. Zool. *106,* (1/2), 1–228.

Stuart, A. M. (1969). Social behavior and Communication. In: Biology of termites; ed. by K. Krishna & F. M. Weesner. – New York and London: Academic Press.

Thompson, C. B. (1922). The castes of Termopsis. – J. Morph. *36,* 495–535.

Tóth, L. (1943). Embryologische Untersuchungen an *Kalotermes flavicollis.* – Arb. ung. Biol. Forsch.-Inst. Tihany *15,* 515-527.

Tuckenbrodt, W. (1964). Zytologische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen am besamten und am parthenogenetischen Ei von *Kalotermes flavicollis* Fabr. – Zool. Jb. Anat. *81,* 359–434.

Wall, M. (1969). Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera). – Proc. VI Congr. Internat. Union Study Social Insects, Bern, 295–297.

Weesner, F. M. (1955). The reproductive system of young primary reproductives of *Tenuirostritermes tenuirostris* (Desneux). – Insectes sociaux *2,* (4), 323–345.

Weesner, F. M. (1956). The biology of colony foundation in *Reticulitermes hesperus* Banks. – Univ. Calif. Publ. Zool. *61,* (5), 253–314.

Weesner, F. M. (1969). The reproductive System. In: Biology of Termites; ed. by K. Krishna & F. M. Weesner. – New York and London: Academic Press.

Wheeler, W. M. (1893). A contribution to insect embryology. – J. Morph. *8,* 1–160.

Résumé

Les présentes recherches, effectuées sur le termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.), concernent l'anatomie et le développement de l'appareil génital, certains aspects du comportement sexuel et le rôle joué par les glandes ectodermiques abdominales dans la rencontre des sexes pendant la fondation de la colonie. Les ébauches sexuelles apparaissent au moment de la blastocinèse de l'embryon, arrangées en groupes cellulaires métamérisés dans les parois cœlomiques médianes des neufs premiers segments abdominaux. Ces ébauches donnent naissance aux bandelettes sexuelles et aux groupes de cellules germinatives primordiales. Ceux-ci gardent, pendant le développement embryonnaire, leur caractère métamérique, sauf à la hauteur des septième et huitième segments où ils fusionnent. Les cellules germi-

natives primordiales manquent au neuvième segment. Les bandelettes se divisent dans leur région caudale en une ébauche mâle et une ébauche femelle. Une de ces ébauches dégénère et sera détruite avant l'éclosion. A l'éclosion, la bandelette sexuelle restante possède des ampoules terminales.

Chez la femelle, les 14 ovarioles évoluent chacune à partir d'un groupe de cellules germinatives primordiales. Les cellules germinatives se multiplient par mitose pendant le premier stade larvaire déjà. La vitellogénèse débute au moment de l'essaimage. Les ébauches mésodermiques de l'oviducte sont repoussées par la formation des conduits ectodermiques. Elles donneront le calix de l'oviducte chez l'imago. La glande accessoire de l'adulte se compose de deux parties histologiquement différenciées. La glande accessoire et la spermatèque sont de caractère glandulaire.

Chez le mâle, les follicules testiculaires se développent pendant la période larvaire indépendamment de la métamérie primordiale des ébauches génitales. Les cellules germinales de larves élevées au laboratoire ne montrent par encore de mitoses et le déclenchement de la spermatogénèse est retenu. Les pseudergates de colonies naturelles possèdent toutefois quelques rares spermatozoïdes mûrs, dont la présence s'explique peut-être par le phénomène des mues régressives. Les spermatozoïdes apparaissent au plus tôt pendant la mue qui conduit à l'imago. Les ampoules terminales des bandelettes génitales se transforment en vésicules séminales. Les Vasa seminalia sont aussi le produit de bandelettes génitales. Le Ductus éjaculatorius naît par invagination ectodermique. Juste avant la copulation, les parois des vésicules séminales se différencient en un épithélium glandulaire.

L'enveloppe péritonéale des gonades se forme pendant la période larvaire à partir des corps gras.

Trois semaines après la mue imaginale, les imagos ont une phototaxie positive. Ils sont capables de voler et présentent un léger écartement des ailes. Leur disposition à réaliser le tandem ne se manifeste que quelques semaines plus tard. D'habitude, la copulation a lieu 10 à 15 jours après la formation du couple. Si l'on sépare le couple, la ponte est interrompue.

Chez les ailés, avant l'essaimage, des glandes tergales se différencient à partir de l'hypoderme, à la hauteur des tergites abdominaux. Leur structure est caractéristique pour chaque sexe. Les glandes se résorbent après la fondation de la colonie. Elles se reforment à nouveau si les partenaires sont isolés l'un de l'autre. En microscopie électronique, ces glandes se caractérisent par la présence d'un système de canalicules qui perce la cuticule susjacente.

Des homogénats de glandes tergales d'ailés mâles et femelles, de même que des homogénats de glandes sternales d'ailés femelles, exercent une attraction sur les jeunes sexués. Cette attractivité ne montre pas de spécificité particulière quant au sexe. On suppose que ces organes servent à la recherche des partenaires après l'essaimage.

Summary

The following examinations on termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) include formation and development of the genitalia, some aspects of the sexual behaviour as well as the importance of the hypodermal glands of the abdomen in pairing during colony foundation.

The rudiments of the genitalia occur as segmentally arranged cell groups within the medial coelomic walls of the first nine abdominal segments during blastokinesis. From those differentiate the genital strands as well as the germ cells. The metamerism of the primordial germ cells is kept during embryonic development, except for the seventh and eighth segment, where they fuse. In the nineth

segment the primordial germ cells are missing. Both of the genital strands bifurcate caudally in a male and a female gonoduct. The duct of the other sex is reduced before hatching. At the time of hatching the genital strands show caudally terminal ampullae.

In the female each group of primordial germ cells differentiate into one of the 14 ovarioles. The germ cells divide mitotically already during the first larval stages. The mesodermal rudiments of the oviducts are removed by ectodermal canals and in the reproductive female they only form the calyx of the ovary. The accessory glands and the spermatheca grow during the first larval stages as ectodermal invaginations. The accessory glands of the female reproductive are formed by two parts of different histological structure. Accessory gland and spermatheca show a glandular character.

In the male a various number of folliculi testis are formed during the larval development, undependent upon the primary segmental arrangement of the primitive germ cells. In the larvae of the laboratory colonies spermatogenesis did not occur. However, some of the pseudergates of the natural colonies showed ripe sperms, which can be explained by previous regressive moulting. Sperms are found at the latest during the reproductive moult. The seminal vesicles originate from the terminal ampullae of the terminal strands. The vasa seminalia also differentiate from the terminal strands. The ejaculatory duct grows as an invagination of the ectoderm. The walls of the seminal vesicles differentiate to a glandular epithelium shortly before the copula.

In both sexes the peritoneal coats of the gonades derivate from the fat-body before hatching. Three weeks after the reproductive moult the imagoes show a positive phototaxis, the ability of flying and their wings can be broken off easily. The tandem behaviour is found only a few weeks afterwards. Usually the copula ensues 10–25 days after pairing. Oviposition is interrupted, if the couples are separated.

Before swarming in the winged imagoes the hypodermis under the last two abdominal tergites differentiates to sex specific tergal glands. These are reduced in both sexes some weeks after colony foundation. If the couples are separated, the tergal glands can develop again. As can be shown by electron microscope the glands include a canalicular system, which permeates the cuticle. Homogenate of the tergal glands of winged males and females, as well as of the sternal glands of winged females attracts larvae and young reproductives. This attraction shows a slight sex specifity. It is presumed, that these organs have an importance in pairing.

Curriculum vitae

Am 30. März 1943 wurde ich, Karl Michael Wall, von Basel, als Sohn des Dr. phil. Carlo Wall, Lehrer, wohnhaft in Basel, und seiner Gattin Margareta geb. Haas in Basel geboren. In Basel besuchte ich die Primarschule und das Humanistische Gymnasium. Im Frühling 1962 bestand ich die Maturitätsprüfung. Anschließend wurde ich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikuliert und nahm mein Studium in Zoologie als Hauptfach, Botanik, Chemie und Physik als Nebenfächer auf.

Während meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: A. Aeschlimann, H. Erlenmeyer, S. Fallab, T. Freyvogel, H. Huber, P. Huber, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, C. G. Honegger, H. Nüesch, A. Portmann, H. Seiler, W. Stingelin, Ch. Tamm, H. Zoller.

Die vorliegende Dissertation entstand am Schweizerischen Tropeninstitut unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. R. Geigy.

Allen meinen Lehrern möchte ich für ihre wertvollen und vielfältigen Anregungen während meiner Studienzeit danken.